



LIMNOLOGISKA INSTITUTIONEN
LUNDS UNIVERSITET

POPULATIONSDYNAMIK,
VERTIKALFÖRDELNING
OCH FÖDOVAL
HOS SIKLÖJA,
COREGONUS ALBULA L.,
I SYDSVENSKA SJÖAR

STELLAN F HAMRIN

INSTITUTE OF LIMNOLOGY
University of Lund

S-220 03 LUND Sweden

LUND 1979

CODEN LUNBDS/(NBLI-1003)/1-195 /(1979)

ISSN 0348-0798

POPULATIONSDYNAMIK,
VERTIKALFÖRDELNING
OCH FÖDOVAL
HOS SIKLÖJA,
(*COREGONUS ALBULA* L.),
I SYDSVENSKA SJÖAR

av

Stellan F. Hamrin, Sm

Akademisk avhandling som för avläggande av
filosofie doktorsexamen vid Matematisk-
naturvetenskapliga fakulteten vid Universitetet
i Lund kommer att offentligen försvaras å
Limnologiska institutionen, Fabriksgatan 2,
Lund, måndagen den 28 maj 1979 kl. 10.00

Lund 1979



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553413_0033

Dokumentutgivare

Inst. of Limnology
Univ. of Lund

Författare

Dokumentnamn

Dissertation

Utgivningsdatum

1979-05-04

LUNBDS/(NBLI-1003)/1-196/(1979)

Dokumenttitel och undertitel

Population dynamics, vertical distribution and food selection of
ciscoe (*Coregonus albula* L.) in south Swedish lakes.

Referat (sammandrag)

Fry performed nocturnal vertical migration but the adult fish migrated only occasionally. No ciscoes were caught at temperatures above 18 °C. Adult fish generally preferred the lowest available temperature during summer stagnation. Ciscoe tolerated an oxygen concentration down to 1-2 mg O₂/l. *Bosmina coregoni* was the dominating food object. The abundance of *Bosmina coregoni* and *Daphnia* sp. was negatively correlated with the catch/effort of ciscoe. A strong year class of ciscoe occurred in lake Bolmen every second year. Earlier hypotheses explaining the occurrence of strong year classes are discussed and a new hypothesis is suggested.

Referat skrivet av

Hamrin

Förslag till ytterligare nyckelord

Coregonus albula: biorhythm: temperature preference: oxygen tolerance:
food selection: predator-prey relationships: population dynamics

Klassifikationssystem och -klass(er)

Indextermer (ange källa)

Omfång

196 p

Övriga bibliografiska uppgifter

Språk

Engl. summary 11p

Sekretessuppgifter

ISSN

0348-0798

ISBN

Dokumentet kan erhållas från

Inst. of Limnology 046/124100 vx

Fack

S-220 03 LUND Sweden

Mottagarens uppgifter

Pris

Blankett LU 11:25 1976-07



LIMNOLOGISKA INSTITUTIONEN
LUNDS UNIVERSITET

POPULATIONSDYNAMIK,
VERTIKALFÖRDELNING
OCH FÖDOVAL
HOS SIKLÖJA,
COREGONUS ALBULA L.,
I SYDSVENSKA SJÖAR

STELLAN F HAMRIN

INSTITUTE OF LIMNOLOGY
University of Lund

LUND 1979

S-220 03 LUND Sweden

CODEN LUNBDS/(NBLL-1003)/1-195 /(1979)

ISSN 0348-0798



INNEHÅLLSFÖRTECKNING

	sid
1. INLEDNING	1
1.1 Erkännanden	3
2. TAXONOMI OCH UTBREDNING	4
3. METODIK	7
3.1 Fångstmetod	7
3.2 Åldersbestämning och tillväxtanalys	7
3.3 Födoanalys	8
3.4 Planktonanalys	8
3.5 Fysikalisk-kemiska vattenanalyser	8
3.6 Ekolodning	9
3.7 Nätselektivitetsberäkningar	11
3.7.1 Inledning	11
3.7.2 Definition av nätselektivitet	11
3.7.3 Metoder	11
3.7.4 Beräkningar	13
3.8 Bestämning av den relativa abundansen	17
4. BESKRIVNING AV DE UNDERSÖKTA SJÖARNA	21
4.1 Inledning	21
4.2 Bolmen	21
4.3 Ivösjön	25
4.4 Fegen	25
4.5 Hurven	27
4.6 Skärilen	27
4.7 Gyltigesjön	30
5. AKTIVITET OCH VERTIKALVANDRING UNDER DYGNET	37
5.1 Inledning	37
5.2 Resultat	37
5.2.1 Gyltigesjön	37
5.2.2 Skärilen	40
5.2.3 Bolmen	41
5.2.4 Ivösjön	46
5.2.5 Sammanfattning av egna resultat	51
5.3 Diskussion	55
6. TEMPERATURPREFERENS	58
6.1 Inledning	58
6.2 Resultat	58
6.2.1 Bolmen	58

6.2.2 Ivösjön	61
6.2.3 Fegen	64
6.2.4 Hurven	64
6.2.5 Skärilen	64
6.2.6 Gyltigesjön	67
6.3 Diskussion	67
7. SYREKRAV	70
7.1 Inledning	70
7.2 Resultat	70
7.3 Diskussion	71
8. FÖDOVAL	74
8.1 Inledning	74
8.2 Resultat	74
8.2.1 Födovalets variation mellan olika sjöar	74
8.2.2 Födovalets variation mellan skilda år	76
8.2.3 Födovalets variation under året	78
8.2.4 Födovalets variation med djupet och under dygnet	81
8.2.5 Selektivitet vid födovalet	83
8.2.6 Födovalets beroende av sikløjans storlek	86
8.3 Diskussion	86
9. SIKLÖJANS INVERKAN PÅ ZOOPLANKTONBESTÅNDEN	95
9.1 Inledning	95
9.2 Resultat	95
9.3 Diskussion	97
10. SIKLÖJPOPULATIONERNAS RELATIVA ABUNDANS	101
10.1 Inledning	101
10.2 Resultat	101
10.2.1 Relativ abundans	101
10.2.2 Sikløjpopulationens biomassa i Gyltigesjön	102
10.3 Diskussion	105
11. STORLEK OCH TILLVÄXT	108
11.1 Inledning	108
11.2 Resultat	108
11.2.1 Tillväxt	108
11.2.2 Maximilängd och maximiålder	110
11.2.3 Längdsammansättning	111
11.3 Diskussion	111

12. KONDITION	119
12.1 Inledning	119
12.2 Resultat	119
12.3 Diskussion	122
13. VARIATIONER I ÅRSKLASSERNAS STYRKA HOS BOLMENS SIKLÖJA	123
13.1 Inledning	123
13.2 Resultat	123
13.2.1 Variationer i årsklassernas styrka	123
13.2.2 Tillväxtens beroende av populationsstorleken	127
13.2.3 Mortalitetens beroende av populationsstorleken	132
13.3 Diskussion	135
14. ORSAKER TILL SIKLÖJANS BESTÅNDSVARIATIONER	141
15. SAMMANFATTANDE DISKUSSION	148
15.1 Förekomst	148
15.2 Metoder	148
15.3 Beståndens sammansättning och storlek	150
15.4 Relation till andra fiskarter	152
15.5 Temperatur	153
15.6 Vertikala dygnsvandringar	154
15.7 Föda och zooplanktonabundans	156
15.8 Tillväxt och mortalitet	158
15.9 Orsaker till populationsvariationerna	159
16. SUMMARY	162
17. FIGURE AND TABLE LEGENDS	175
18. REFERENSER	185

1. INLEDNING

Siklöjan *Coregonus albula* L. förekommer huvudsakligen i Europas och Asiens barrskogs- och tundraregion samt i Alaska (Ekman 1922, Bauch 1949, Nikolskii 1961, Svärdson 1966, Scott & Crossman 1973). Genom sin talrikhet har den framför allt i samband med leken varit föremål för ett betydande fiske. I inlandet har den i hushållningen utgjort ett komplement till sill (jmf trivialnamn som Sommaströmming och Smålandssill). Under de senaste åren har fisket efter siklöja i främst Bottenviken ökat genom den starka efterfrågan på sikløjans rom (løjrom). I Vänern, Vättern och Mälaren utgör siklöjan den dominerande arten i det kommersiella fisket (Almer 1979). Ett utökat insjöfiske kommer att innebära ett starkt ökat fisketryck på siklöja också i andra insjöar.

Sikløjans ekologi uppvisar flera särdrag, vilka gör arten intressant ur vetenskaplig synpunkt. Tidigt uppmärksammades de regelbundna variationerna i sikløjbeståndens storlek (Trybom 1899, 1901, Ekman 1903, Huitfeldt-Kaas 1927). Flera olika teorier har därefter framförts som förklaring till dess variationer (Nordquist 1944, Aass 1972). Ur genetisk synpunkt och ur artbildningssynpunkt är siklöjan intressant genom förekomsten av Sibblingarter, vilka framför allt kan åtskiljas genom lektiden (Svärdson 1961).

Siklöjan spreds till sitt nuvarande utbredningsområde inom Skandinavien omedelbart efter den senaste istiden under klimatförhållanden som var avsevärt kallare än nu (Segersträhle 1957). Genom artens kallstenoterma egenskaper och dess ringa förekomst i rinnande vatten har bestånden i de olika sjöarna sedan dess varit i huvudsak isolerade. Om det i samband med spridningen uppkommit slumpvisa genskillnader (genetic drift), vilka försvårar jämförelsen mellan olika populationer, är inte känt

Siklöjan är de nordeuropeiska sjöarnas mest utpräglade planktonätande fiskart och den är konkurrenskraftig gentemot pelagiska fiskarter (Svärdson 1976). Siklöjan utövar härigenom ett dominerande inflytande på förekomsten av andra mer fakultativt planktonätande fiskarter. Senare års forskning har påvisat fiskens

betydelse för lägre trofinivåers kvalitativa sammansättning och kvantitativa utveckling (ex Hrbáček 1962, Brooks & Dodson 1965, Stensson 1972, Andersson et al. 1978). Siklöjan utövar genom sina utpräglade planktivora egenskaper således ett betydande inflytande på zooplanktonsamhällets sammansättning (Ekström 1975). I likhet med de flesta planktivora fiskarter är siklöjan även av intresse ur biorytmisk synpunkt (Northcote & Rundberg 1970). Genom sin talrikhet är siklöjan av stor betydelse som föda för rovfiskar.

Föreliggande arbete har utförts för att belysa de väsentligaste aspekterna beträffande siklöjans ekologi. Det har bedrivits i södra Sverige i 6 sjöar med starkt skilda limnologiska egenskaper. Siklöjans bundenhet till hypolimnion under sommaren är ett karaktäristiskt drag i artens ekologi i södra och mellersta delen av utbredningsområdet. De slutsatser som dras i föreliggande arbete är därför inte att anse som generellt giltiga för siklöjor i områden, vars sjöar av klimatskäl sommartid inte är permanent skiktade.

Arbetet har koncentrerats på siklöjans vertikalfördelning sommartid i skiktade sjöar liksom på biorytmik, födoval, tillväxt och beståndsvariationer. De sistnämnda studierna har av praktiska skäl koncentrerats till en sjö, nämligen Bolmen. Studierna beträffande övriga, ovan nämnda delar av siklöjans ekologi har utförts då de är av betydelse för kunskapen om siklöjan, men framför allt därför att de utgör grundförutsättningarna för beståndsvariationerna.

Undersökningarna har framför allt bedrivits med nät. Detta innebär, att studiet omfattat siklöjor fr o m omkring 10 cm längd, vilken vanligtvis uppnås under förhösten första levnadsåret. Genom ekolodning har en viss uppfattning om ynglets vertikalfördelning och biorytmik under sommaren erhållits. Ynglets biotopval, födoval och mortalitet under de första månaderna är sannolikt av väsentlig betydelse för beståndsvariationernas storlek. Undersökningar av dessa förhållanden är därför mycket angelägna.

1.1 Erkännanden

Professor Sven Björk, FL Gunnar Andersson och Docent Anders Södergren har bidragit med värdefull kritik vid manuskriptets utformande, vilket tacksamt erkännes.

Zooplanktonanalyserna har utförts av FL Bruno Berzins, som också sedan arbetets start genom många råd underlättat mitt arbete.

Undersökningarna har i väsentlig grad underlättats av de uppgifter om sjöarna och dessas fiskfauna som jag erhållit från Sune Granqvist och Gustav Ekwall (Bolmen), Gösta Almer och Jean Jönsson (Ivösjön), Per Gylfe (Skärlen) och Nanne Nilsson (Gyltigesjön). Vid de långa fältarbetsperioderna i Bolmen har jag och mina medhjälpare alltid mött en överväldigande gästfrihet hos familjen Gustav och Gunhild Alfredsson.

Vid provfiskena har ett stort antal personer medverkat. Deras kunskap och bredvillighet att medverka under dygnets alla timmar har varit av stort värde. Den mest långvariga insatsen har utförts av Åke Häggström, Martin Johansson, Sven Karlberg, Björn Malmquist och Thord Nilsson samt av Lars Collvin, Olof Lessmark och Lennart Persson. De sistnämnda har också vid många diskussioner stimulerat mig mitt arbete.

Analyser av siklöjans föda har på ett förtjänstfullt sätt utförts av Monica Magnusson. Ellinor Barringe har alltsedan arbetets start utfört diagramritning och manuskriptutskrivning samt medverkat vid beräkningarna, vilket varit av stort värde. De kemiska analyserna har utförts vid institutionens miljöanalytiska laboratorium, vars personal härvid varit mig till stor hjälp. För granskningen av den engelska texten vill jag gärna tacka Mike Coveney.

Undersökningarna i Bolmen och Ivösjön har utförts i samband med uppdragsforskningsverksamhet bekostad av AB Sydvatten resp Sydkraft AB. För det utmärkta samarbetet med dessa organisationer vill jag tacka Överingenjör Nils Mårtensson, Överingenjör Bertil Sjöstrand och Civilingenjör Erik Svensson. Bidrag till undersökningarna har dessutom erhållits från Kungl. Fysiografiska Sällskapet i Lund och från Länsstyrelsen i Halland.

2. TAXONOMI OCH UTBREDNING

Siklöja, *Coregonus albula* L. , förekommer i norra Europa från Skottland (Maitland 1970) - där den benämns *C. vandesius* Rich. (Ferguson 1974) - över norra Tyskland och Polen (Bauch 1949), Jylland (Otterström 1922) och Skandinavien (Ekman 1922) till Baltikum. I Sovjetunionen förekommer *C. albula* dessutom inom Volgas västligaste tillrinningsområde samt i Vita Havets västliga och sydliga tillflöden (Nikolskii 1961, Koskova 1977). Öster härom avlöses *C. albula* av *C. sardinella* Val., vilken emellertid numera anses vara en underart av *C. albula* (Nikolskii & Reshetnikov 1970, Ustyugov 1976). *C. a. sardinella* förekommer i hela norra Sovjetunionen tillsammans med ett antal större siklöjor, vilka betraktas som separata arter (Shaposhnikova 1970). *C. albula* förekommer även i nordvästligaste Nordamerika (Scott & Crossman 1973).

Öster om utbredningsområdet för *C. albula* i Nordamerika vidtar en grupp av amerikanska siklöjor, som ur systematisk synpunkt är lika svårutredd som sik-gruppen i Europa. Mest närstående *C. albula* torde arten *C. artedii* LeSeur vara. Den ansågs tidigare vara samma art som den europeiska siklöjan (Walters 1955, Smith 1957, Aass 1972), men betraktas numera som en egen art (Behnke 1972, Scott & Crossman 1973).

Inom hela den euro-asiatiska siklöjans utbredningsområde förekommer siklöjor, vilka i utseende och/eller ekologi avviker från den i respektive område dominerande siklöjan. I Europa förekommer siklöjor, vilka leker på djupt vatten under perioden februari - maj, medan siklöjan normalt leker på grunt vatten i oktober/november. Avvikande siklöjor, som i vissa fall dessutom är morfologiskt särpräglade, har noterats i en nordtysk sjö (Thienemann 1933), i fyra sydsvenska sjöar (Svårdson 1970), i en norsk sjö (Huitfeldt-Kaas 1927) och i ett flertal sjöar i gränstrakterna mellan södra Finland och Sovjetunionen (Airaksinen 1968). I de flesta av dessa sjöar lever den vårlekande siklöjan jämsides med den normala siklöjan, varför den bör betraktas som en egen art (Svårdson 1970).

Lyckade korsningsförsök mellan *C. albula* och *C. lavaretus* (sensu Svärdson), liksom i naturen förekommande hybrider mellan *C. albula* och *C. pidschian* (sensu Svärdson), visar på den nära släktskapen mellan sikar och siklöjor (Svärdson & Halvarson 1968, Svärdson 1976). Smith (1957) och Chellevold (1970) anser, att *C. albula* står närmare det amerikanska sikløjkomplexet än den europeiska sik-gruppen. Shaposhnikova (1970) delar upp släktet *Coregonus* i två undersläkten, varvid *C. albula* förts till undersläktet *Leucichthys* tillsammans med ett antal enbart i Sovjetunionen förekommande siklöjor med terminal mun.

Inlandsisens utbredning har starkt påverkat sikløjans förekomst i Europa (Ekman 1922, Segersträhle 1957). Avgörande för artens spridningsmöjligheter har även varit dess saltvattenstolerans. Sikløjans övre toleransgräns är 2-3 promille (Svärdson 1966). Från ett centrum i Onegas issjö - inom ett område där sikløjans förekommit före senaste istiden - har sikløjans vid isens framryckning slussats upp till övre Volga och till vattendelaren mot Ladoga (Segersträhle op cit). Härifrån har sikløjans sedan spritt sig utmed iskanten till Baltikum, Polen, Nordtyskland och Danmark. Storbritannien invaderades sannolikt i samband med den 3:e nedisningen. Sverige och södra Norge har sikløjans nått vid isens avsmältning antingen via ett utsötat Yoldiahav eller via Ancylussjön. Södra Sverige kan även ha invaderats från Baltiska issjön i samband med den kontinentala spridningen och vid översvämningen av delar av sydsvenska höglandet (jmf karta i Nilsson 1953). Spridningen av sikløjans i södra Sverige kan ha underlättats av en överstjälpning av vattendragen i området från norr till söder, vilken åstadkommit en sekundär spridning söderut (Svärdson 1966). Sikløjans kan även ha nått vissa högre belägna områden genom uppvandring i tillflödena.

Sikløjans förekommer i Sverige spontant endast i områden som varit täckta av Östersjöns sötvattensstadier och av de sydsvenska fornsjöarna eller i sjöar i nära anslutning till dessa. Den saknas därför i de högre belägna delarna av sydsvenska höglandet och Norrland. Sikløjans är kallstenoterm, vilken egenskap dessutom begränsar förekomsten i södra och mellersta Sverige till sjöar som sommartid är skiktade. Med de begränsningar

som dessa faktorer medför, förekommer emellertid siklöjan från Ivösjön i Skåne till Norrbotten. Tidigare förekom siklöjan även i Vombsjön i södra Skåne, men arten försvann under 1960-talet (Kaj Nilsson, muntl. medd.).

3. METODIK

3.1 Fångstmetod

Fångsten av siklöja har skett med bentiska översiktsnät av grön, spunnen nylon och med skötar (uppflötade pelagiska nät) av ofärgad, heldragen nylon. Översiktsnäten är 56 m långa och 1,5 m höga och består av i storleksordning hopsydda segment med maskstorlekarna (från knut till knut) 9, 14,5, 18, 25, 30, 33, 38 och 46 mm. Skötarna är 30 m långa och 3 m höga. I Bolmen har maskstorlekarna 10,8, 15,0 och 16,3 mm använts, medan i övriga sjöar det sistnämnda nätet ersatts med maskstorleken 18,8 mm. Skötarna har vid utläggningen fogats ihop med omkring 1 m mellanrum. Båda nättyperna har lagts ut omkring kl 09 och tagits upp ett dygn senare.

För studier av sikløjans rörelseaktivitet har använts dels ovan nämnda skötar, dels ett 6 m långt och 30 m högt vertikalt nät hopsytt av 2 m långa segment med maskstorlekarna 10,8, 16,3 och 18,8 mm. Nätet var upptill fäst vid en metalltrumma anbringad på en flotte. Med hjälp av metalltrumman kunde nätet rullas upp och ned, varvid det i sidled hölls utspänt av två vid botten fästa linor samt av en i nätets underkant fäst järnstång.

Omedelbart efter fångsten har samtliga fiskar vägts och mätts (totallängd) till närmaste mm.

3.2 Åldersbestämning och tillväxtanalys

Åldersbestämning har gjorts med hjälp av fjällavtryck i plastskivor, vilka studerats i projektionsmikroskop vid 40 gångers förstoring. Åldern hos äldre fiskar har även bestämts med hjälp av otoliter. De tydligaste årsringarna erhöles då otoliternas tvärsnittyta slipades, brändes och före avläsningen penslades med xylol. Tillväxten har bestämts genom fjällanalys utom för de värlekande sikløjorna, från vilka otoliterna använts. För sikløjorna från Fegen har tillbakaräkning av längden inte skett, vilket däremot varit fallet med övriga sikløjor.

På Bolmenmaterialet har tillväxten även bestämts genom att studera åldersklassernas längdfördelning i fångsten i juli och oktober efter korrektion för nätens selektivitet (Kap 3.7). Därmed har studier av sikløjans tillväxt under olika årstider möjliggjorts. Genom att uttrycka den årliga tillväxten som funktion av storleken vid tillväxtperiodens början, kan sikløjornas genomsnittliga maximala längd beräknas. Sikløjans ålder när tillväxten upphör kan på liknande sätt beräknas genom att avsätta tillväxtens logaritmiska värde mot åldern.

3.3 Födoanalys

Sikløjans föda har undersökts genom analys i preparermikroskop av innehållet i spritkonserverade magar. Innehållet i magarna har överförs i en sprutflaska och späts till lämplig volym. Därefter har sprutrörets nedre mynning nedsänkts till halva vattenpelarens höjd. Flaskan har skakats, varunder ett delprov sprutats över i ett 10-ml mätglas och efter volymbestämning överförs till en petriskål. Innehållet i 5 magar har sammanförts till 1 prov. I varje prov har minst 100 bytesdjur räknats och bestämts till släkte eller art.

3.4 Planktonanalys

Zooplanktonprov har tagits vid fullt dagsljus med 5-liters Rodhe-hämtare. Bearbetningen har utförts av Dr Bruno Berzins, Limnologiska institutionen, Lund.

3.5 Fysikalisk-kemiska vattenanalyser

Temperaturen har bestämts med kvicksilvertermometer ($\pm 0,1$ °C) i ytan och med termistor på större djup efter kalibrering i ytan mot termometer. Termistorns felangivelse varierar mellan 0,1 och 0,5 °C beroende på vattentemperatur. Syrehalten har bestämts med syreelektrod och kalibrerats mot winklerprov tagna i ytan och i hypolimnion. Alkalinitet, pH och färg har

bestämts samma dag proven tagits. Kväve-, fosfor-, permanganat- och klorofyllanalys samt primärproduktionsbestämning har utförts senare enligt gängse metodik (Gelin 1975).

3.6 Ekolodning

Sikløjans vertikala dygnsvandringar har studerats med hjälp av nätfiske och ekolodning (Atlas Echolot monograph 58, 12 V, 80 KHz). Maximal förstärkning har använts, varefter skriften justerats så att ett svagt "skägg" noterats på pappret under 0-linjen. Som strömkälla har använts ett 12-V bilbatteri. Ekolodningarna har, då inte annat anges, utförts från motorbåt framförd i låg fart.

Resultaten från ekolodningarna presenteras här genom fotografiska kopior av ekolodningsdiagrammen. Då tolkningen av dessa diagram inte alltid är entydig, sammanfattas nedan de viktigaste uppgifterna om ekolodets verkningssätt. Uppgifterna har hämtats från Yudanov (1971) om inte annat anges.

För föremål väsentligt mindre än den utsända våglängden gäller, att reflektionens styrka är proportionell mot kvadraten på föremålets volym och omvänt proportionell mot 4:e potensen av våglängden och kvadraten på avståndet till föremålet (Rayleighs lag). När föremålets storlek är av samma storleksordning som våglängden (vid 80 KHz är våglängden omkring 2 cm), är reflektionens styrka mycket variabel och har inte kunnat beskrivas teoretiskt. Detta beror bl a på diffraktions- och resonansfenomen. Resonans uppstår för cirkulära, homogena objekt, då omkretsen är lika med våglängden eller en multipel därav (McNaught 1968). Resonans skapas hos fiskar främst i simblåsan och avtar med djupet p g a simblåsans kompression (Cushing 1973). Större fiskar visar resonans vid 0,1-2 KHz, mindre fiskar vid 1-15 KHz och fiskyngel vid 10-40 KHz. När föremålet är större än ekolodets våglängd blir styrkan i det reflekterade ekot mindre än vad som följer av Rayleighs lag. Impedans- och resonansfenomen gör dock, att man i vissa storleksklasser får väsentligt ökad reflektion.

Fisken är ur akustisk synpunkt en semitransparent kropp. Reflektionsgraden för muskulatur är omkring 4,5 %, för ben 26 % och för simblåsan nästan 100 %. Trots att simblåsan endast utgör omkring 5 % av fiskens totala kroppsvolym, svarar den därför för omkring hälften av den totala reflektionen. Fiskar med simblåsa har därför väsentligt större möjligheter att registreras av ekolod än fiskar utan simblåsa. Reflektionens storlek är även i hög grad och på ett tämligen oregelbundet sätt beroende av fiskens rörelseriktning. Kroppar i rörelse ger dessutom betydligt kraftigare ekon än stillastående kroppar (Tibbles 1956).

Stora fiskar reflekteras bäst med låga frekvenser och små fiskar med höga frekvenser. Av okänd anledning har de flesta fiskar ett reflektionsminimum vid omkring 15 KHz (Cushing & Richardson 1955). Vid stigande frekvenstal tilltar vattnets egenabsorbktion av ljudvågorna, varför frekvenser över 200 KHz endast kan användas på kortare avstånd. Gasblåsor i vattnet åstadkommer en mycket kraftig reflektion, vilken dock är mindre vid användandet av höga frekvenser.

Reflektionens styrka är den väsentligaste faktorn vid tolkningen av ekolodningsdiagram, eftersom styrkan bestämmer ekolodets räckvidd i såväl vertikal som horisontell led. Ekolodets sökinkel är därför inte konstant utan beroende på såväl svängarens konstruktion, som bestämmer den maximala sökinkeln, som på reflektionsförmågan hos det studerade objektet. Den effektivt avsökt volymen kan för ett objekt beskrivas som 2 koner placerade med de plana ytorna mot varandra.

Av väsentlig betydelse för ekots återgivande på diagrammet är ekolodets upplösningssförmåga. Rent empiriskt har upplösningssförmågan i vertikal led för det i denna undersökning använda ekolodet konstaterats vara omkring 1,5 mm på diagrammet. På 25 m-skalan motsvarar detta 15 cm. Upplösningssförmågan i horisontell led är beroende bl a på båtens hastighet och uppgår till omkring 1,5 m. Fiskar på och omedelbart över sedimentytan registreras ej av ekolodet. Så länge de olika ekon inte flyter samman, återges de oftast som ett upp och nedvänt "v". Vid ekon av enstaka fiskar är detta "v" överallt lika tjockt, men vid förekomst av mindre stim blir tjockleken större i centrum av markeringen än i dess ändar. Stimmets reella höjd återspeglas då i markeringens mitt (Cushing & Richardson 1955). Större stim ger ekon av "komet"-typ, höga och kompakta ekon eller skikt- och molnliknande ekon (op. cit.).

Det är emellertid inte bara fisk som registreras av ekolod. Uppstigande gasblåsor (Fig 12) utgör goda reflektorer (Schärfe 1951). Diatoméer har givit upphov till ekon (Cushing et al 1956) liksom lösa delar av *Cladophora* (Tibbles 1956). Mycket distinkta ekon har erhållits från *Chaoborus sp* av Tibbles (op cit), Schröder (1962), Northcote (1964) och Maitland (1967). De mycket goda registreringarna av *Chaoborus* är sannolikt be-
tingade av resonans i djurens gasblåsor. Zooplankter har registrerats av högfrekventa ekolod, då abundansen i oligotrofa vatten överstigit 10 djur/l (jmf Fig 12). Vid samtidig förekomst av större mängder växtplankton krävs dock högre abundans (Cushing 1952 och 1963, Cushing & Richard 1956, Schröder 1961, Schröder & Schröder 1964, Straskraba 1974). McNaught (1968) jämförde ekon från olika arter och storleksklasser av djurplankton. Ekon var alltid svaga och diffust molnliknande och skiljde sig från fiskekon genom att deras utbredning successivt ökade vid en förstärkning av impulsen.

Kraftig turbulens kan också ge upphov till ekon (Tibbles 1956, Schröder & Schröder 1964). Turbulensen kan ibland härröra från den egna båtens propeller (Fig 14). Språngskikt i sjöar kan teoretiskt ge upphov till ekon om temperaturdifferensen är större än 2 grader C/m (Weston 1958). Sådana ekon tycks dock inte ha registrerats utom i kombination med salinitetsskikt-

ning (Cushing 1973). Övriga registrerade ekon från språngskikt har kunnat hänföras till ansamlingar av levande eller dött organiskt material (op. cit.).

3.7 Nätselektivitetsberäkningar

3.7.1 Inledning

En väsentlig felkälla vid bestämning av längdfördelningen inom en fiskpopulation med nätfiske är den starka selektion av en viss storleksklass som fångst med en given maskstorlek innebär. Speciellt gäller detta när man genom successiva fisken önskar bestämma populationens relativa storlek. Det finns då risk för, att förändringar i populationens längdsammansättning mera kommer att avspegla sig i fångstens storlek än i dess längdfördelning.

3.7.2 Definition av nätselektivitet

Begreppet nätselektivitet har definierats på skilda sätt (Hamley 1975). I strikt mening avses sannolikheten att fånga fiskar vilka stöter på nätet (Parrish 1969). Med en vidare definition avses sannolikheten att fånga fiskar ur en viss population (Lagler 1968). Den sistnämnda definitionen inbegriper då även faktorer som fiskens förmåga att se näten, liksom att fiskens biotopval och därmed dess möjligheter att stöta på näten kan vara storleksberoende. Den vidare definitionen har ansetts vara den mest praktiska (Lagler 1968, Hamley 1975). Resultaten blir emellertid då beroende av bl a den horisontella och vertikala placeringen av näten. Effekten av dessa faktorer behandlas separat i Kap 3.8. Med nätselektivitet avses i detta arbete sannolikheten att fånga de fiskar som stöter på näten.

3.7.3 Metoder

Baranov (1914, 1948) var den förste som studerade nätens selektivitet. Han antog, att modalvärdet (det mest frekventa värdet) för omkretsen hos de fångade fiskarna var proportionellt mot maskans perimeter och att samma förhållande gällde

för fiskarnas längd. Han antog vidare, att sannolikheten för att fånga fisk av en viss längd i en given maska kunde beskrivas av en normalkurva och att effektiviteten var oberoende av maskans storlek. Holt (1963) antog, att standardavvikelsen för fångstens längdfördelning hos två angränsande maskstorlekar var lika. Senare har dock visats, att selektivitetskurvan inte ens för spolformade fiskar som sikar är normalfördelad utan positivt snedfördelad (Lampert 1971, Hamley 1975, Jensen 1977). Vidare har konstaterats, att standardavvikelsen för selektivitetskurvan är proportionell mot maskstorleken (Regier & Robson 1966). Hamley & Regier (1973) fann, att fångsteffektiviteten var proportionell mot maskstorleken. En omfattande sammanställning av selektivitetsproblematiken har publicerats av Hamley (1975).

Beräkningen av selektiviteten kan ske enligt 3 huvudmetoder (Regier & Robson 1966). Den direkta metoden förutsätter kunskap om populationens storlekssammansättning och relaterar denna till fångstens storlekssammansättning (Cucin & Regier 1966). Uppreppningsmetoden (Ishida 1964, Gulland & Harding 1961) förutsätter kunskap om absoluta eller relativa antalet fiskar av en viss längdklass. Den indirekta metoden baseras på, att man anpassar en selektivitetskurva efter fångstens längdkurva i en viss maskstorlek eller att man anpassar en kurva efter fångsten av en viss storlekssklass av fisk i olika maskstorlekar (Baranov 1948, McCombie & Fry 1960, Ishida 1962, Regier & Robson 1966, Lampert 1971, Jenssen 1977). Den sistnämnda metoden har använts för studierna i Bolmen. Fångstens längdfördelning har liksom av Olssen (1959) beskrivits som funktion av viss maskstorlek. Den generella selektivitetskurvan har beräknats grafiskt utan att approximera fördelningarna till någon känd fördelning (Lampert 1971).

Samtliga beräkningsmetoder kräver vissa förutsättningar vad gäller fångstmetoden. Antalet fångade fiskar får ej påverka möjligheterna till ytterligare fångster. Detta krav kan anses uppfyllt om näten är utlagda i högst 1 dygn och fångsten är mindre än 1000 siklöjor med längden 1 dm eller 300 siklöjor med längden 2 dm (Kennedy 1951, Meth 1970). Alla fiskar måste

vidare ha samma möjlighet att stöta på alla nät. Fisken får således ej styras av näten. För att undvika detta har näten vid hopfogandet hängts med 1 m mellanrum samt hängts i slumpbestämd ordningsföljd. Näten har vidare vid varje enskilt tillfälle hängts på samma djup, vilket är väsentligt eftersom fångstens medellängd vid skiktade förhållanden är proportionell mot djupet (Brett 1971 och Fig 41). En ytterligare förutsättning är, att alla nät fiskar med samma effektivitet. Hamley & Regier (1973) har visat, att detta inte gäller för gös beträffande fångst i större maskstorlekar. En orsak till detta kan vara, att fiskars normala simhastighet är proportionell mot längden (Bainbridge 1958), men detta är inte tillräckligt för att förklara de skillnader som Hamley & Regier (op. cit.) fann. Det är dock möjligt, att deras resultat påverkades av att nätens placering gynnade fångsten av större fiskar. Nätens fisklighet påverkas även av maskornas trådtjocklek genom att grövre trådar ger en större styvhet, vilket minskar fiskligheten. Fisken har emellertid trots detta svårare att se stora maskor, varför dessa faktorer motverkar varandra (Steinberg 1962).

Det måste emellertid anses sannolikt, att kravet på samma fångsteffektivitet i olika maskor inte är helt uppfyllt, men det finns på nuvarande stadium ingen möjlighet att kompensera för detta på ett tillfredsställande sätt. Vid fångst av siklöja är olikheter i maskstorlek och fisklängd dessutom liten, varför denna brist i metodiken inte i någon större utsträckning kan ha påverkat resultatet.

3.7.4 Beräkningar

För varje maskstorlek i skötarna har fångstens längdfördelning beräknats (Tab 1, Fig 1). Om fiskens omkrets är proportionell mot längden (Jensen 1977) är fångstens medellängd ($\bar{l}$) proportionell mot maskans storlek (m) enligt formeln $\bar{l} = k \cdot m + a$. I detta fall erhålles:

$$\bar{l} = 9,6 \cdot m + 16,1 \quad (r = 0,97; n = 10; p < 0,001)$$

Vid division med m erhålles

$$\frac{\bar{l}}{m} - \frac{a}{m} = k$$

Genom transformering kan således medelvärde i sambandet mellan maskstorlek och längden på de fångade fiskarna återföras på en gemensam bas (Tab 2). Om dessutom antas, att de olika näten fiskar med samma effektivitet, d v s att sambandet mellan fisklängd och maskstorlek har samma Y-max-värde, och att standardavvikelsen för sambanden är densamma kan kurvorna för sambanden mellan maskstorlek och fisklängd antagas vara lika. En generell selektivitetskurva kan då beräknas, genom att de enskilda kurvorna sammanställs till en genomsnittlig kurva (Tab 2, Fig 2).

Förutsättningen om samma fångsteffektivitet har hittills tillämpats vid alla selektivitetsberäkningar (Hamley 1975). Selektivitetskurvans standardavvikelse har av vissa forskare betraktas som oberoende av och av andra som proportionell mot maskstorleken (Hamley op. cit.). Standardavvikelsen för selektivitetskurvorna i Bolmen för maskstorlekarna 10,8, 15,0 och 16,8 mm var 8,0, 9,5 resp 8,5, vilket har tolkats som att standardavvikelsen för de olika kurvorna är densamma. De tre selektivitetskurvorna är positivt snedfördelade. Vid logaritmering av abskissan erhålls en fördelning, vilken ej signifikant avviker från hypotesen om normalfördelning (p omkring 0,5), förutsatt att storleksklasserna mindre än 98 mm, 134-142 mm, 158-162 mm och större än 190 mm undantages från beräkningarna. Som framgår av Fig 40 är dessa storleksklasser underrepresenterade i sikløjans populationslängd i Bolmen, vilket även påverkar selektivitetskurvans utseende i dessa punkter. Efter logaritmering approximativt normalfördelade selektivitetskurvor har erhållits av Jensen (1977), Lampert (1971), McCombie & Fry (1966) m fl.

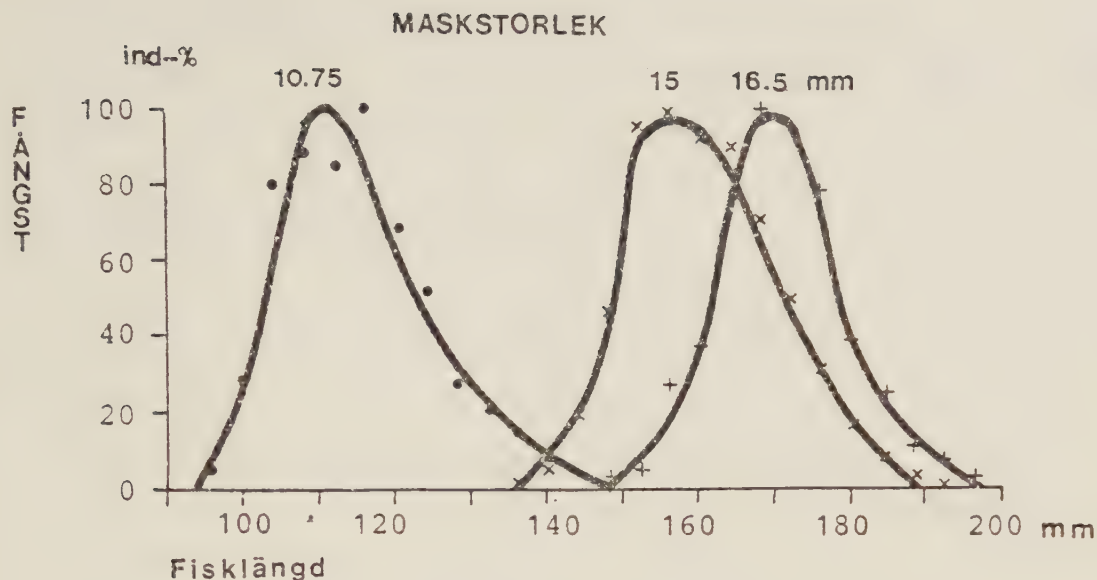
Med utgångspunkt från den generella selektivitetskurvan kan sannolikheten att med en given maskstorlek fånga fiskar med en viss längd bestämmas. Sannolikheten uttrycks genom y-axelns frekvenstal (Fig 2). Värdet på konstanten a (16,1) är x_0 -värdet i sambandet mellan maskstorlek och fångstens medellängd. Genom att för en given storleksklass addera sannolikheten för fångst i var och en av de använda maskstorlekarna, erhålls den totala selektiviteten (Tab 3). Av praktiska skäl

Längd, mm	maskstorlek, mm			Längd, mm	maskstorlek, mm		
	10,75	15,0	16,25		10,75	15,0	16,25
94	5			146	1	47	2
98	29			150	1	96	5
102	80			154		100	27
106	90			158		93	37
110	82			162		90	78
114	100			166		71	100
118	70			170		49	97
122	52			174		31	79
126	28			178		16	40
130	20			182		8	25
134	14	1		186		3	11
138	8	4		190		1	7
142	4	10	1	194		1	3
146				198			2
				202			
n	1120	1805	1043				

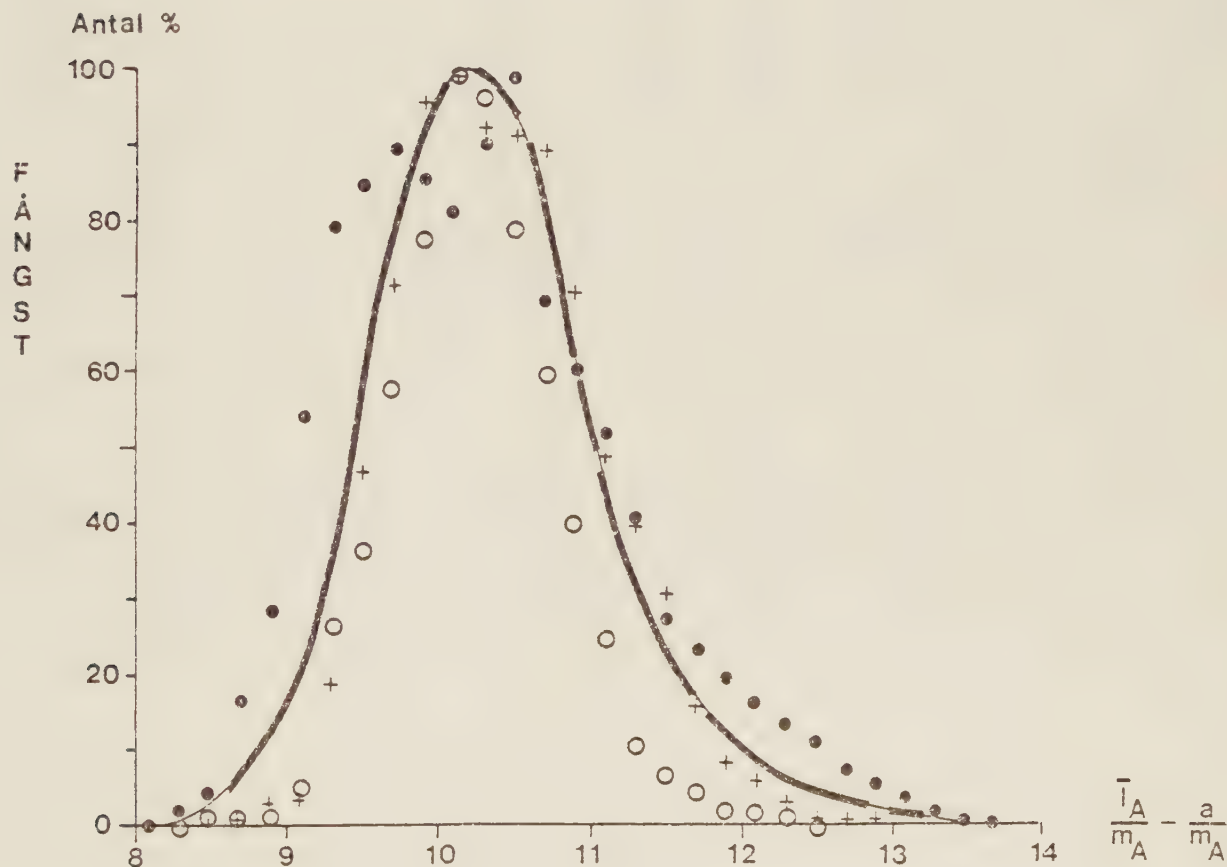
Tabell 1. Siklöjffångstens längdfördelning i maskstorlekarna 10,75, 15,0 och 16,25 mm i södra Bolmen 1970 - 1974 uttryckt i % av högsta värdet.

$\frac{l}{m} - \frac{a}{m}$	10,75	15,0	16,25	T	$\frac{l}{m} - \frac{a}{m}$	10,75	15,0	16,25	T
8,2					10,8				
8,4	2			1	11,0	61	71	40	61
8,6	5		1	2	11,2	52	49	25	45
8,8	17	1	1	7	11,4	40	40	11	32
9,0	29	3	2	12	11,6	28	31	7	23
9,2	55	4	5	23	11,8	24	16	5	16
9,4	80	19	27	45	12,0	20	8	2	11
9,6	85	47	37	60	12,2	17	6	2	9
9,8	90	72	58	78	12,4	14	3		6
10,0	86	96	78	92	12,6	11	1		4
10,2	82	100	100	100	12,8	8	1		3
10,4	94	93	97	100	13,0	6	1		2
10,6	100	92	79	96	13,2	4			1
10,8	70	90	60	78	13,4	1			0
					13,6	1			0

Tabell 2. Siklöjffångstens längdfördelning enligt Tab 1 med längdskalan transformerad enligt formeln $l:m - a:m$. Fiskens längd betecknas med l, maskstorleken med m och a är en konstant (se Kap 3.7). T betecknar längdfördelningen i alla tre maskstorlekarna multiplicerad med 0,35 för att få högsta värdet lika med 100.



Figur 1. Siklöjfångstens längdfördelning i maskstorlekarna 10,75 (1120 st.), 15,0 (1805 st.) och 16,25 mm (1043 st.) i Bolmen 1970 - 1975.



Figur 2. Siklöjans generella selektivitetskurva (—) samt selektivitetskurvorna för maskstorlekarna 10,75 (•), 15,0 (+) och 16,25 mm (○). l betecknar fisklängd (mm), m maskstorlek (mm) och a konstanten i sambandet $l = k \cdot m - a$. Största fångsten per längdklass och maskstorlek har satts till 100 %.

omräknas selektiviteten till procent av den högsta selektiviteten för någon längdklass av fisk.

Längd, mm	maskstorlek, mm			T	Längd, mm	maskstorlek, mm			T
	10,75	15,0	16,25			10,75	15,0	16,25	
94				2	162				
98	3			8	166	83	87		100
102	13			22	170	58	100		93
106	38			44	174	38	99		81
110	74			59	178	24	90		67
114	100			58	182	16	67		49
118	99			42	186	10	48		24
122	72			24	190	5	30		21
126	41			14	194	4	21		15
130	22	1		8	198	3	13		9
134	12	2		8	202	2	8		6
138	6	8		14	206	1	5		4
142	3	19	1	27	210		4		2
146	2	40	4	45	214		2		1
150		66	10	64	218		2		1
154		88	21	84	222		1		1
158		100	42	97					
162		97	67						

Tabell 3. Selektivitetsfaktorer för siklöja för maskstorlekarna 10,75, 15,0 och 16,25 beräknade enligt Kap 3.7. T betecknar summan av selektivitetsfaktorerna för de tre maskstorlekarna multiplicerad med 0,59 för att få högsta värdet lika med 100.

Vid bestämning av en avfiskad populations procentuella längdfördelning divideras antalet fångade fiskar i varje längdklass med respektive längdklass selektivitetstal. De på detta sätt korregerade fångsterna betecknas fortsättningsvis fångst_N.

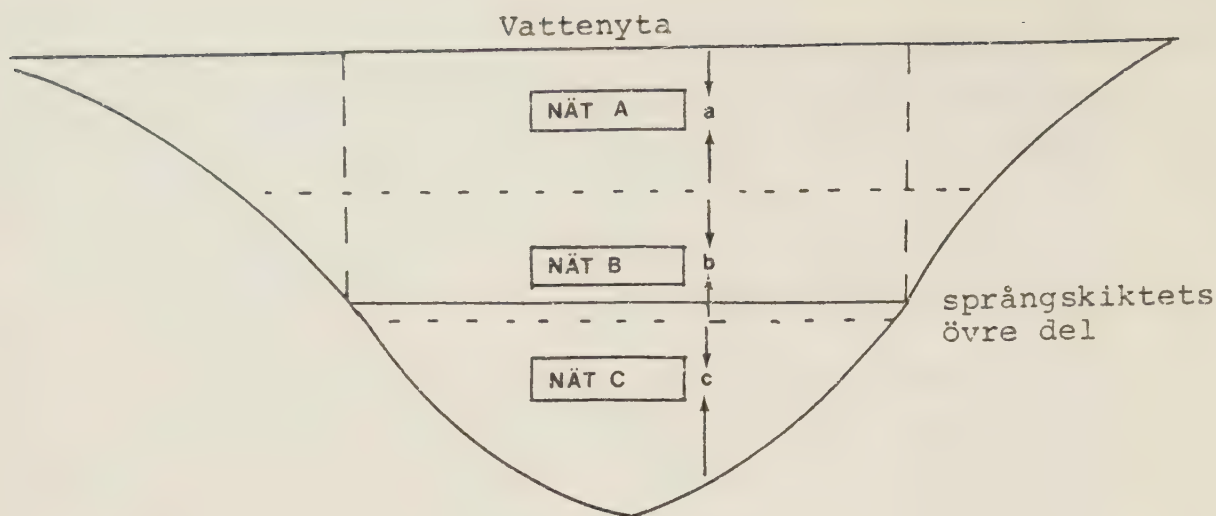
3.8 Bestämning av den relativa abundansen

Med tillämpning av tidigare nämnda metoder kan man anse, att fångsterna i de använda näten ger ett relativt mått på abundansen fisk i det vattenskikt som näten befinner sig. Då emellertid de flesta fiskarter, och speciellt kallstenoterma arter som siklöja, vid vissa årstider befinner sig i ytskiktet.

och vid andra i hypolimnion, är det nödvändigt att kompensera för de abundansskillnader, som ansamlingen till dessa olika biotoper skapar. Under sommaren, då siklöjan förekommer i hypolimnion, blir fångsterna i djupt placerade nät mycket stora, medan under hösten, då siklöjan gått upp till ytan och spritt sig över stora delar av sjön, fångsterna blir relativt små på samtliga djup.

För att beräkna den genomsnittliga abundansen har förfarits på följande sätt. Näten har placerats på olika djup i en vertikal profil. Varje nät har därvid ansetts representera en vattenvolym, som i djupled omfattar de i Fig 3 med a, b och c betecknade skikten. I sidled begränsas volymerna under skiktade förhållanden av en lodrät linje från vattenytan till metalimnions övre beröringsyta med botten och under icke skiktade förhållanden av bottenprofilen. Dessa skilda definitioner har tillämpats, därför att siklöjan under skiktade förhållanden sommartid är bunden till hypo- och metalimnion. De fångster som gjorts i epilimnion representerar fiskar, vilka tillfälligtvis lämnat djupare belägna skikt. Siklöjor fångas därför sommartid endast i den del av epilimnion som befinner sig lodrätt ovanför metalimnions övre begränsning. Detta bekräftas av bl a resultaten från bentiska fisken i Bolmen (Hamrin 1973) och pelagiska och bentiska fisken i bl a Ivösjön (Fig 26, 29).

Med dessa antaganden som utgångspunkt har den volym beräknats som varje nät representerar. Denna volym har dividerats med sjöns eller sjödelens totala vattenvolym (Tab 4). För fångsten av siklöja vid skiktade förhållanden innebär detta, att för näten A och B (Fig 3) har volymerna utanför de streckade linjerna behandlats separat och abundansen av siklöja har för dessa volymer satts till 0.



Figur 3. Principskiss för beräkning av volymskorrigeringsfaktorer. a, b och c betecknar de djupintervall, som varje fångstdjup (nät A, B och C) representerar. De härigenom avskilda volymerna (-----), språngskiktets övre begränsningsyta (—) och den rakt ovanför denna belägna volymen (- - -) är också markerade.

	--epilimnion---			----metalimnion-----			---hypolimnion----		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
C. Ivösjön	2-5	0-10,0	0,34	15-18	10,0-21,5	0,35	25-28	21,5-34	0,23
							40-43	34,0-50	0,08
V. Ivösjön	2-5	0- 8,5	0,26	12-15	8,5-17,5	0,43	20-23	17,5-25	0,05
S. Bolmen	2-5	0- 8,0		11-14	8,0-17,5		21-24	17,5-37	
skiktad			0,36			0,25			0,11
ej skiktad			0,61			0,27			0,11
N. Bolmen	2-5	0- 6,5		8-11	6,5-13,0				
skiktad			0,56			0,14			
ej skiktad			0,86			0,14			
Skärilen	2-5	0- 7,5	0,69	10-13	7,5-14,0	0,24	15-18	14,0-27	0,07
Gyltigesjön	1-4	0- 6,0	0,54	8-11	6,0-12,5	0,31	14,17	12,5-18	0,15

Tabell 4. Fångstdjup (1), det djupintervall som fångstdjupet representerar (2) och djupintervallets andel av totala sjövolymen (3) vid pelagiskt fiske efter siklöja i de undersökta sjöarna.

För beräkning av den genomsnittliga fångsten i sjön har fångsten på varje djup multiplicerats med den enligt ovan framräknade volymsfaktorn (Tab 4) och produkterna för de olika fångstdjupen har adderats. Den på detta sätt beräknade fångsten betecknas "fångst_v" och då både nätselektivitetskorrigeringar och volymskorrigeringar är utförda betecknas detta med "fångst_{NV}".

Vid transformering av längddata till viktdata har använts sambandet $\log W = b \cdot \log L + \log a$, där W betecknar vikt, L längd och a och b är konstanter (Tab 21).

Vid bestämning av abundansen siklöja i Gyltigesjön fiskades med pelagiska nät av heldragen nylon med maskstorleken 18,8 mm. Den använda beräkningsmetoden är en kombination av "The Leslie Estimator" och "Removal Trapping" (Regier & Robson 1967 resp De Lury 1947), vilken är beskriven av Seber & Le Cren (1967). Beräkningarna av konfidensintervall vid addition och division är utförda enligt Horrocks (1974). Vid beräkningarna har förutsatts, att rekrytering till och mortalitet hos den fångstbara populationen under den period fiske pågick (17.7 - 3.9) var försumbar. Vidare har antagits, att näten fiskat med konstant effektivitet och att de avfiskade en delpopulation till vilken ingen invandring ägde rum under de dygn näten var utlagda (17.7 - 21.7 och 1.9 - 3.9). Siklöjorna har förutsatts fördela sig likformigt i sjön inom det prefererade och avfiskade djupet (12 - 18 m) under perioden mellan dessa fisken.

4. BESKRIVNING AV DE UNDERSÖKTA SJÖARNA

4.1 Inledning

De undersökta sjöarna är belägna i Nissans, Ätrans, Lagans, Skräbeåns och Mörrumsåns vattensystem i södra Sverige (Fig 4). Beskrivningen avser att ge en kortfattad sammanställning av sjöarnas morfometriska, kemiska och biologiska status för att visa under vilka betingelser siklöjan kan förekomma. För ytterligare uppgifter om sjöarna hänvisas för Bolmen till Hamrin (1973, 1976, 1978), för Ivösjön till Hamrin et al. (1974) Granéli et al. (1975), för Fegen till Lundquist et al. (1975), för Skärilen till Pettersson (1971) och för Gyltigesjön till Almér (1972). Undersökningsmomenten och tidpunkterna för dessas genomförande i de olika sjöarna framgår av Fig 5).

4.2 Bolmen

Bolmen är den största av de undersökta sjöarna (Tab 5). Då sjöns största tillflöden är belägna i norra delen och avflödet i södra, avviker dessa båda sjödelar ur limnologisk synpunkt från varandra. De behandlas därför separat.

Norra Bolmen (Fig 6) är förhållandevis grund. Skiktningen sommartid är inte stabil (Fig 23). Under varma somrar uppstår mot stagnationsperiodens slut syrebrist i bottenvattnet, vars temperatur vid skiktning är omkring 15 °C (Hamrin 1976). Vattenet är humusfärgat och närsalthalterna högre än vad som är normalt för området (Tab 6). Även klorofyll-halterna är regionalt sett höga (Tab 7). Fiskfaunans sammansättning varierar beroende på skiktningförhållandena. Mört, abborre och benlöja är dominerande, men under somrar med skiktade förhållanden och under hösten är även siklöja och sik vanliga i området (Tab 8).

Södra Bolmen omfattar sjöns dominerande djupområden (Fig 6) med humus- och närsaltfattigt vatten (Tab 7). Sjön är sommartid alltid skiktad (Fig 23), även om språngskiktet vid kraftig blåst förskjuts ned till 20 m djup. Syremättnaden i



Figur 4. Karta över de undersökta sjöarnas flodsystem.

	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977
BOLMEN	P P EE F F V V V Z AA	P P F F V V V Z	P P E E F F V V V Z A	P P F F F V V V Z	P P E E F F V V V Z A	P P E E F F Z Z	P P Z Z	P P Z Z Z Z Z
IVÖSJÖN				P E A	E Z Z Z Z Z Z Z Z ----V(12)----		PPPP P P FFFF F F AAAA A A	P A
FEGEN					P E ----V(30)----			
SKÄRLEN			P E E F F V V A		P E E F F V V A			
HURVEN					----V(6)----	P		
GYLTIGESJÖN			P E E F F V V A		P E E F F A	P P E		

Figur 5. Tidpunkten för och omfattningen av undersökningarna i de studerade sjöarna. P anger provfiske, studie av vertikal fördelning, populationsammansättning, åldersfördelning samt bestämning av syre- och temperaturprofiler, E anger ekolodning, F anger födovalsstudier, V anger analys av vatten, Z anger bestämning av zooplanktonabundans och A anger biorytmikstudier. Siffror inom parentes anger antalet provtagningsstillfällen då dessa överstiger 4.

Fig 6. Djupkarta över Bolmen med pelagiska (⊙) och bentiska (—) fiskelokaler samt gränserna för den vid beräkningarna använda utsträckningen av södra Bolmen (---) markerade.

Djuplinjer enligt Fleischer & Lettewall 1966 (södra Bolmen), von Friesen 1967 (västra Bolmen) och Sidenwall 1911 (norra och östra Bolmen; handlodning)



hypolimnion överstiger alltid 50 % (Hamrin 1976). Temperaturen i hypolimnion varierar mellan 10 och 15 °C. Dominerande fiskarter är siklöja, blåsik och planktonsik samt gös och abborre. Utmed bottnen är även mört, gädda och lake vanliga (Tab 8).

4.3 Ivösjön

Ivösjön är den djupaste av de undersökta sjöarna (Fig 7). Dess morfometri kännetecknas av djuppartiernas stora andel av vattenvolymen. Trots det stora siktdjupet och de låga när-salthalterna (Tab 6) är primärproduktionen och fiskbiomassan större än i de övriga sjöarna (Tab 7, 8).

Ivösjön är sommartid kraftigt skiktad med ett i huvudbassängen välutvecklat språngskikt (10 - 20 °C) mellan 10 och 20 m djup (Fig 26). Syremättnaden överstiger under sommaren 50 % även i det bottenära vattnet (Fig 26), där temperaturen är omkring 8 °C. I de övriga djupområdena i sjön uppstår däremot syrebrist under sommarstagnationen och det kallstenoterma fisk-samhället är mer eller mindre försvunnet sommartid. Dessa bassänger har högre hypolimniontemperatur än huvudbassängen (Hamrin et al 1974).

Sjön är från såväl kvantitativ som kvalitativ synpunkt mycket fiskrik (Tab 8, 9). Den pelagiska fiskfaunan dominerar över den bentiska. Vanligaste arter är nors, siklöja och abborre. Den förstnämnda artens betydelse framgår emellertid ej av fångstvärdena, då praktiskt taget hela populationen, p g a individernas ringa storlek ej är fångstbar med nät. Norsens dominans i sjön har visats genom sprängning och trålning med finmaskig trål (Hamrin 1978). Som framgår av artsammanställningen (Tab 8) förekommer dessutom ett stort antal andra arter, vilka i strandnära områden kan vara av viss betydelse.

4.4 Fegen

Fegen (Fig 8) påminner i många avseenden om södra Bolmen. Inte minst gäller detta morfometrin, även om Fegen är samman-satt av ett större antal bassänger. Skiktningen är sommartid



Fig 7. Djupkarta över Ivösjön (teckenförklaring se Fig 6).
 Djuplinjer enligt Persson (1932) med korrigering för
 området vid den nordliga fiskelokalen enligt Larsen &
 Anderberg (1974).

stabil med hypolimniontemperaturer under 10 °C. I vissa av bassängerna blir syrehalten i hypolimnions djupare delar låg mot skiktningens periodens slut (Fig 28).

Vattnet är klart, närsalthalterna låga och fytoplanktonproduktionen liten (Tab 6, 7). Några översiktliga pelagiska provfisken har inte gjorts, men de bentiska provfiskena tyder på att siklöja, mört, sik, abborre och lake är de dominerande arterna (Tab 8). I sjön förekommer även den vårlekande siklöjan (Lessmark 1976).

4.5 Hurven

Hurven är belägen omedelbart öster om Fegen (Fig 4). Dess största kända djup är 25 m (Tab 5). Skiktningen sommartid är stabil med hypolimniontemperaturer omkring 7 °C (Fig 28). Syrehalten i det botten nära vattnet blir låg mot stagnationsperiodens slut (Fig 28). Vattnet är humöst och näringsfattigt (Tab 6). pH-värdet är lågt - tidvis under 5 - och sjön är den enda i denna undersökning vars fiskfauna kan ha påverkats av låga pH-värden. Detta antyds bl a av det ringa antalet fiskarter som påträffats i sjön (Tab 9). Pelagiska, översiktliga fisken har ej genomförts i Hurven. Bentiska fångster tyder dock på, att siklöja och abborre är de vanligaste arterna (Tab 8). Av mört har endast stora exemplar fångats, vilket tyder på utebliven reproduktion, och det är möjligt att även sikløjans reproduktion upphört.

4.6 Skärilen

Skärilen (Fig 9) är den högst belägna (212 m ö h) av de undersökta sjöarna (Tab 5). Den är uppdelad i flera bassänger, varav den djupaste är 27 m. Skiktningen är sommartid stabil med hypolimniontemperaturer något under 10 °C och höga syrehalter i hypolimnion (Fig 29). Siktdjupet överstiger tidvis 11 m, varför sjön är en av de naturligt klaraste i södra Sverige.

Närsalthalterna är mycket låga (Tab 6) och primärproduktionen därför låg. Fiskbiomassan är liten (Tab 8). De vanligaste



Fig 8. Djupkarta över Fegen (teckenförklaring se Fig 6) efter Lundquist et al (1975).

Konturer enl. Ekonomiska kartan

Djuplinjer efter ekolodning av

S. Hamrin och O. Lessmark (juni 1974)

Limnologiska inst., Lund



Figur 9. Djupkarta över SkärLEN (teckenförklaring se Fig 6).

arterna var tidigare mört och abborre, men inplantering under 1930-talet (P. Gylfe, pers. medd.) har gett självreproducerande bestånd av såväl sik som siklöja. Dominerande bottenlevande arter är abborre, mört och sik, medan siklöja dominerar pelagialt (Tab 8). Sjön hyser ett betydande bestånd av flodkräfta

4.7 Gyltigesjön

Gyltigesjön (Fig 10) avviker på flera sätt från de övriga sjöarna. Den är liten och har stor tillrinning (Fig 4). Vattnet är humöst och har förhållandevis höga närsalthalter (Tab 6). Mycket branta stränder ger vindskydd, varför det sommartid är stora temperaturskillnader mellan yta och botten. Något definierat språngskikt existerar inte i sjöns stora, södra bassäng, utan temperaturen avtar successivt mot botten, där vattentemperaturen under sommarstagnationen är omkring 5 °C (Fig 29). Epilimnions ringa djup och vattnets höga humushalt skapar en mycket begränsad produktiv zon. I sjöns norra, mindre bassäng är syrehalterna mycket låga i hypolimnion, medan i den södra bassängen syremättnaden i hypolimnion överstiger 50 % (Fig 29).

Abborre, mört och gädda förekommer endast inom de översta metrarna till följd av det dåliga ljusklimatet och epilimnions ringa, vertikala utbredning. Därunder följer ett praktiskt taget fisktomt område, som sträcker sig ned till de av siklöjan prefererade understa 5 metrarna (Tab 8).

Djupförhållanden i Gyltigesjön

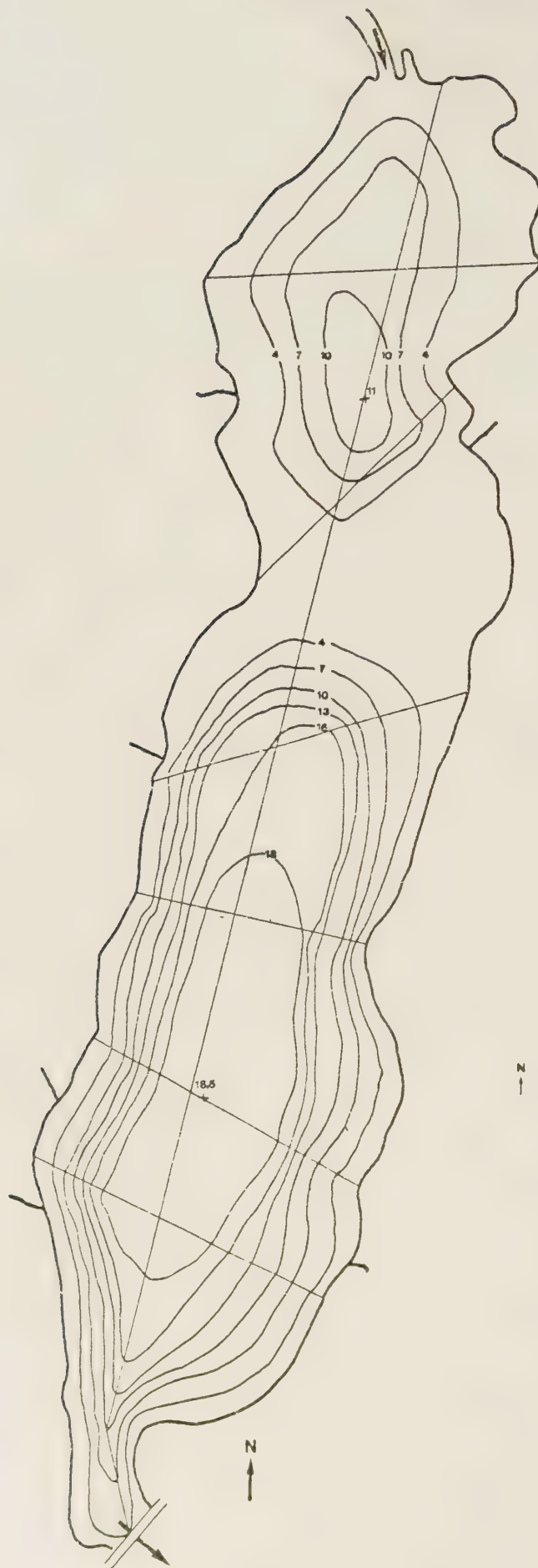


Fig 10. Djupkarta över Gyltigesjön (teckenförklaring se Fig 6).

	vatten- system	m.ö.h.	yta km ²	max.- djup, m	medel- djup, m	regl.-förhållanden	koordinater
BOLMEN	Lagan	141	180	37 ¹	6-8 ¹	regl.--ampl. 1,4 m	13 ⁰ 45 ⁻ E 56 ⁰ 51 ⁻ N
N.BOLMEN S.BOLMEN	"	"	23,6 41,2	13 ¹ 37 ¹	3,9 ¹ 10,8 ¹	" " " " " " " "	
IVÖSJÖN	Skräbeån	6	54,2	50 ⁷	11,3 ⁷	" " 1,0 m	13 ⁰ 55 ⁻ E 56 ⁰ 07 ⁻ N
FEGEN (hela)	Ätran	132	23,6	36 ²	7,5 ²	" " 1,8 m	13 ⁰ 09 ⁻ E 57 ⁰ 12 ⁻ N
SKÄRLEN	Mörrumsån	212	3,3	27 ¹	8,2 ¹	dammbyggnad	14 ⁰ 53 ⁻ E 57 ⁰ 10 ⁻ N
HURVEN	Nissan	133	1,5	25	?	dammbyggnad	13 ⁰ 08 ⁻ E 57 ⁰ 08 ⁻ N
GYLTIGESJÖN	Fyllen	65	0,4	18 ¹	8,4 ¹	oregl.	13 ⁰ 12 ⁻ E 56 ⁰ 46 ⁻ N

Tab 5. Hydrologiska uppgifter för de undersökta sjöarna. Exponenterna anger källa (se Tab 8).

	Period	Antal prov	Färgtal mg Pt/l	Siktdjup m	μS^{20}	KMnO ₄ -tal mg/l	pH	Tot-P $\mu\text{g/l}$	Tot-N mg/l
IVÖSJÖN ⁴	1974	12	2-20 8	5,0-7,8 6,1	130-156 138	15-24 18	7,4-8,1 7,8	9-20 13	0,34-0,91 0,60
GYLTIGESJÖN ¹	1972	2	90 90	1,6-2,0 1,8	56-65 61	41-54 48	6,1-6,3 6,2	14-15 15	0,68-0,76 0,72
N. BOLMEN ¹	1970- 1974	20	15-80 50	1,8-3,8 2,9	57-70 64	20-45 35	5,8-7,0 6,6	10-24 17	0,28-0,92 0,62
FEGEN ²	1974	30	10-20 17	3,6-6,1 5,2	53-74 62	16-19 ^a 17	5,6-6,9 6,3	8-17 12	0,25-0,59 0,40
HURVEN ²	1974	6	5-25 16	2,1-5,3 3,8	57-72 61	15 ^a 15	4,9-5,5 5,2	6-15 11	0,26-0,53 0,41
S. BOLMEN ¹	1970- 1974	20	10-30 20	4,0-5,9 5,0	57-70 64	15-30 20	6,4-7,0 6,6	6-16 9	0,28-0,62 0,44
SKÄRLEN ¹	1972	2	0-0 0	10,3-11,2 10,8	46-46 46	10-10 10	6,5-6,5 6,5	3-3 3	0,30-0,30 0,30

a) 2 prov

Tabell 6. Fysikalisk-kemiska data (amplitud -överst -och medelvärde) för de undersökta sjöarna. Exponent-terna anger källa (se Tab 9).

		IVÖSJÖN ⁴	N.BOLMEN ¹	HURVEN ⁶	S.BOLMEN ^{1,5}	FEGEN ²
primärprod.		55-75	-	-	14-30	~15-30
g C/m ² ·år		66			21	
klorofyll _a		0,9-4,8	2,6-9,0	0,8-9,4	1,7-3,9	0,8-4,4
mg/m ³		2,6	5,2	5,1	2,9	2,4
period	primärprod.	1973-1974	-	-	1966-1970	1974
	klorofyll	1974	1974	1974	1974	1974
antal prov	primärprod.	15	-	-	44	3
	klorofyll	60	8	2	8	24

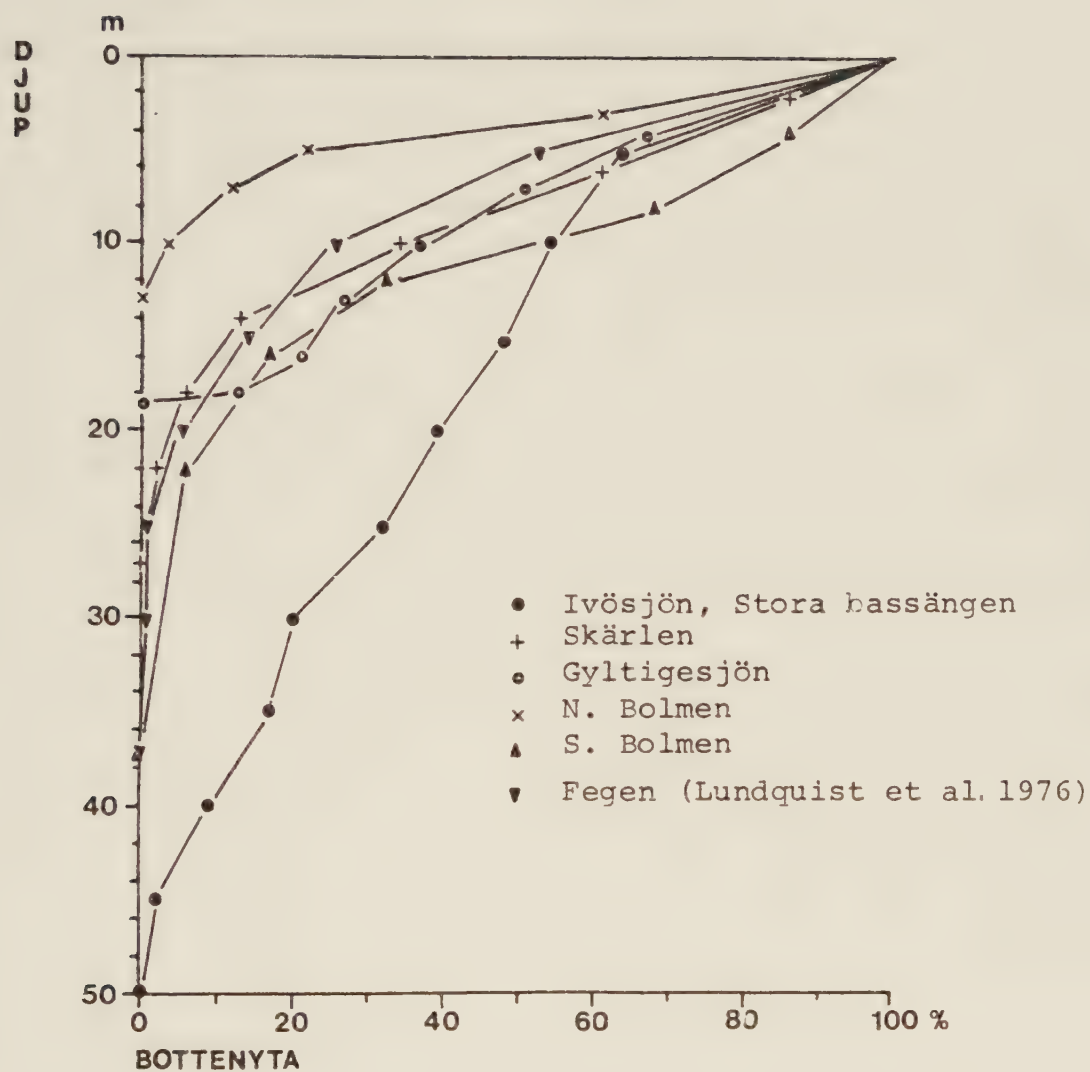
Tabell 7. Fytoplanktons primärproduktion och klorofyll-a halt (amplitud - överst - och medelvärde) i Ivösjön, Bolmen, Hurven och Fegen. Exponenterna anger källa (se Tab 8).

	Djup, m	sarv	löja	mört	abborre	gös	gädda	siklöja	sikar	nors	kan. röd.	lake	gärs	total fångst
C. IVÖSJÖN	2- 5	4,9	0,0	1,8	3,7	-	-	0,1	0,0	-	-	-	-	10,5
aug 1974	12-15	-	-	-	63,5	-	-	2,0	0,1	-	-	-	-	65,6
	25-28	-	-	-	2,5	-	-	36,5	0,3	1,1	-	-	-	40,4
	40-43	-	-	-	0,5	-	-	1,4	0,1	1,8	3,1	0,8	-	7,7
GYLTIGESJÖN	1- 4	-	-	13,7	1,2	-	0,1	-	-	-	-	-	-	15,0
juli 1974	8-11	-	-	0,1	0,0	-	-	0,1	-	-	-	-	-	0,2
	14-17	-	-	-	-	-	-	2,0	-	-	-	-	-	2,0
N. BOLMEN	2- 5	-	0,9	0,5	6,6	0,7	0,0	0,8	0,1	-	-	-	-	9,6
juli 70-71	8-11	-	0,2	0,6	4,7	1,1	0,1	5,2	1,3	-	-	-	-	13,2
S. BOLMEN	2- 5	-	0,1	0,7	8,3	-	-	1,2	0,1	-	-	-	-	10,4
juli 70-71	11-14	-	0,1	0,3	7,1	0,7	-	0,6	0,3	-	-	-	-	9,1
	21-24	-	0,0	0,1	4,0	2,4	1,9	5,5	4,6	-	-	-	-	18,5
SKÄRLEN	2- 5	-	-	2,2	0,1	-	-	0,2	-	-	-	-	-	2,5
juni 1974	10-13	-	-	0,6	0,3	-	-	9,5	0,5	-	-	-	-	10,9
	15-18	-	-	0,1	0,6	-	2,9	1,0	2,4	-	-	-	-	7,0

Tabell 8. Den pelagiska fiskfaunans sammansättning under sommarstagnationen i de undersökta sjöarna (fångst/anstr., kg). Källhänvisningar: ¹ egna data, ² Lundquist et al. 1976 och opubl., ³ Hamrin et al. 1974, ⁴ Granéli et al. 1975, ⁵ Hamrin et al. 1971, ⁶ Coveney opubl.

	Bolmen	Ivösjön	Fegen	Skärilen	Hurven	Gyltigesj.
abborre <i>Perca fluviatilis</i> , L.	x	x	x	x	x	x
gös <i>Stizostedion lucioperca</i> , (L.)	+	x	-	-	-	-
gärs <i>Gymnocephalus cernua</i> , (L.)	x	x	x	-	-	-
stensimpa <i>Cottus gobio</i> , L.	-	x	-	-	-	-
bergsimpa <i>Cottus poecilopus</i> , H.	x	-	x	x	-	-
lake <i>Lota lota</i> , (L.)	x	x	x	x	-	x
storspigg <i>Gasterosteus aculeatus</i> , L.	-	?	-	-	-	-
ål <i>Anguilla anguilla</i> , (L.)	x	x	x	x	x	x
karp <i>Cyprinus carpio</i> (L.)	-	+	-	-	-	-
ruda <i>Carassius carassius</i> , (L.)	-	x	-	-	-	-
sutare <i>Tinca tinca</i> , (L.)	x	x	-	-	-	x
mört <i>Rutilus rutilus</i> , (L.)	x	x	x	x	x	x
id <i>Leuciscus idus</i> , (L.)	-	x	-	-	-	-
marv <i>Scardinius erythrophthalmus</i> , (L.)	x	x	-	-	-	x
benlöja <i>Alburnus alburnus</i> , (L.)	x	x	x	-	-	-
braxen <i>Abramis brama</i> , (L.)	x	x	x	-	x	x
björkna <i>Blicca bjoerkna</i> , (L.)	-	x	-	-	-	x
elritsa <i>Phoxinus phoxinus</i> , (L.)	x	x	-	x	-	-
nissöga <i>Cobitis taenia</i> , L.	-	x	-	-	-	-
mal <i>Silurus glanis</i> , L.	-	??	-	-	-	-
gädda <i>Esox lucius</i> , L.	x	x	x	x	x	x
öring <i>Salmo trutta</i> , L.	+	x	-	-	-	x
lax <i>Salmo salar</i> , L.	(+)	-	-	-	-	-
regnbågslox <i>Salmo gairdneri</i> , R.	-	(+)	-	-	-	-
kanadaröding <i>Salvelinus namaycush</i> , W	-	(+)	-	-	-	-
siklöja, höst- <i>Coregonus albula</i> , L.	x	x	x	+	x	x
siklöja, vår- <i>Coregonus</i> ?	-	-	x	-	-	-
blåsik <i>Coregonus lavaretus</i> , (L.) sensu Svärdsson	x	-	-	+	-	-
planktonsik <i>Coregonus oxyrhynchus</i> , (L.), sensu Svärdsson	x	-	-	-	-	-
storsik <i>Coregonus pidschian</i> , (L.), sensu Svärdsson	-	-	x	-	-	-
nors <i>Osmerus eperlanus</i> , (L.)	-	x	-	-	-	-
bäcknejonöga <i>Lampetra planeri</i> , (B.)	-	x	-	-	-	-
flodnejonöga <i>Lampetra fluviatilis</i> , (L.)	-	x	-	-	-	-
Antal arter	18	25	12	9	6	11

Tabell 9. Förekommande fiskarter i de undersökta sjöarna. x betecknar spontan förekomst, - inplanterade, självreproducerande bestånd, (+) inplanterade, ej självreproducerande bestånd, ? sannolikt utdöda bestånd och - betecknar ej påvisad förekomst.



Figur 11. Hypsografiskt diagram för de undersökta sjöarna.

5. AKTIVITET OCH VERTIKALVANDRINGAR UNDER DYGNET

5.1 Inledning

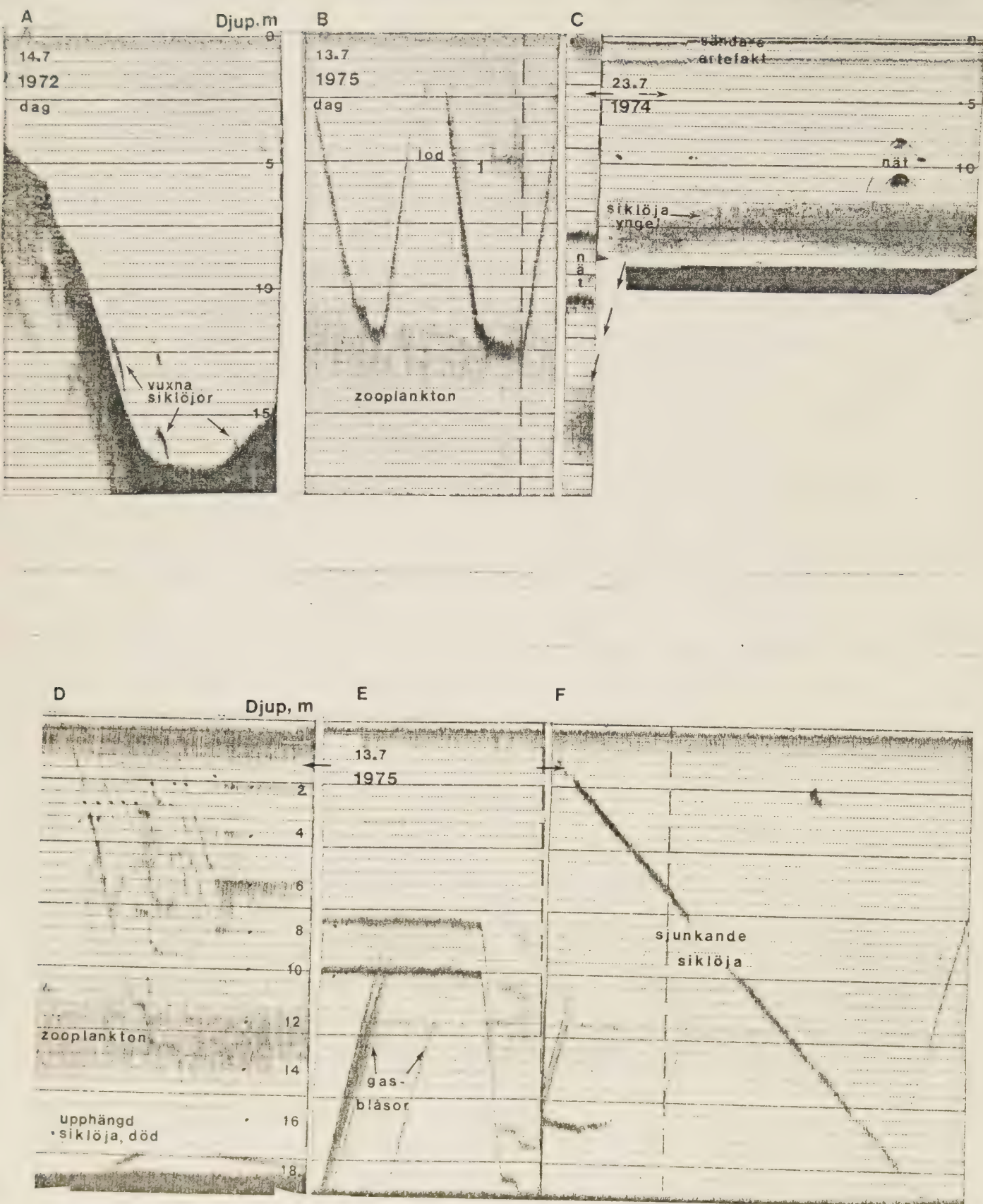
Studier av organismers dygnsrytmik har visat, att aktivitetens dygnsvariationer kan bevaras en tid i en helt konstant miljö. Omgivningsfaktorer - vanligtvis ljusets dygnsväxlingar - fungerar som "Zeitgeber" (eng. "synchronizer"), som styr organismernas aktivitet i fas med omvärlden (Aschoff 1964, Hoffman 1971). För fiskar liksom för de flesta andra organismer gäller, att den dagliga ljus/mörker-cykeln bestämmer variationerna mellan aktivitet och vila (Müller 1973a med ref.). Vid laboratoriestudier har konstaterats, att abborren är skymnings- och gryningsaktiv (Eriksson 1975). Sik (*Coregonus lavaretus*) är aktiv under hela dagen (Müller 1976). Aktiviteten är kopplad med en viss vertikalvandring, vilken leder till att båda arterna får två aktivitetsmaxima i ytan men bara ett vid botten. Lake samt berg- och stensimpa uppvisar ett tredje aktivitetsmönster (Müller 1973b, Andreasson 1969) genom att vara huvudsakligen mörkeraktiva. I norra Skandinavien övergår dessa arter under vintern till dagaktivitet, men detta sker inte i södra Sverige p g a för hög ljusintensitet.

Denna av ljuset styrda aktivitetsrytm kan hos fisk även påverkas av andra faktorer. Jones (1956) fann, att förekomsten av skuggade områden kunde förändra aktivitetsmönstret hos elritsa. Svält har konstaterats ge en likartad effekt hos groplöja (*Leucaspius delineatus* Heck), men ej hos Bajkal-sik (*C. autumnalis migratorius*; Volkova 1970). Scherer (1971) har funnit att låga syrehalter ändrar aktivitetsmönstret hos gös.

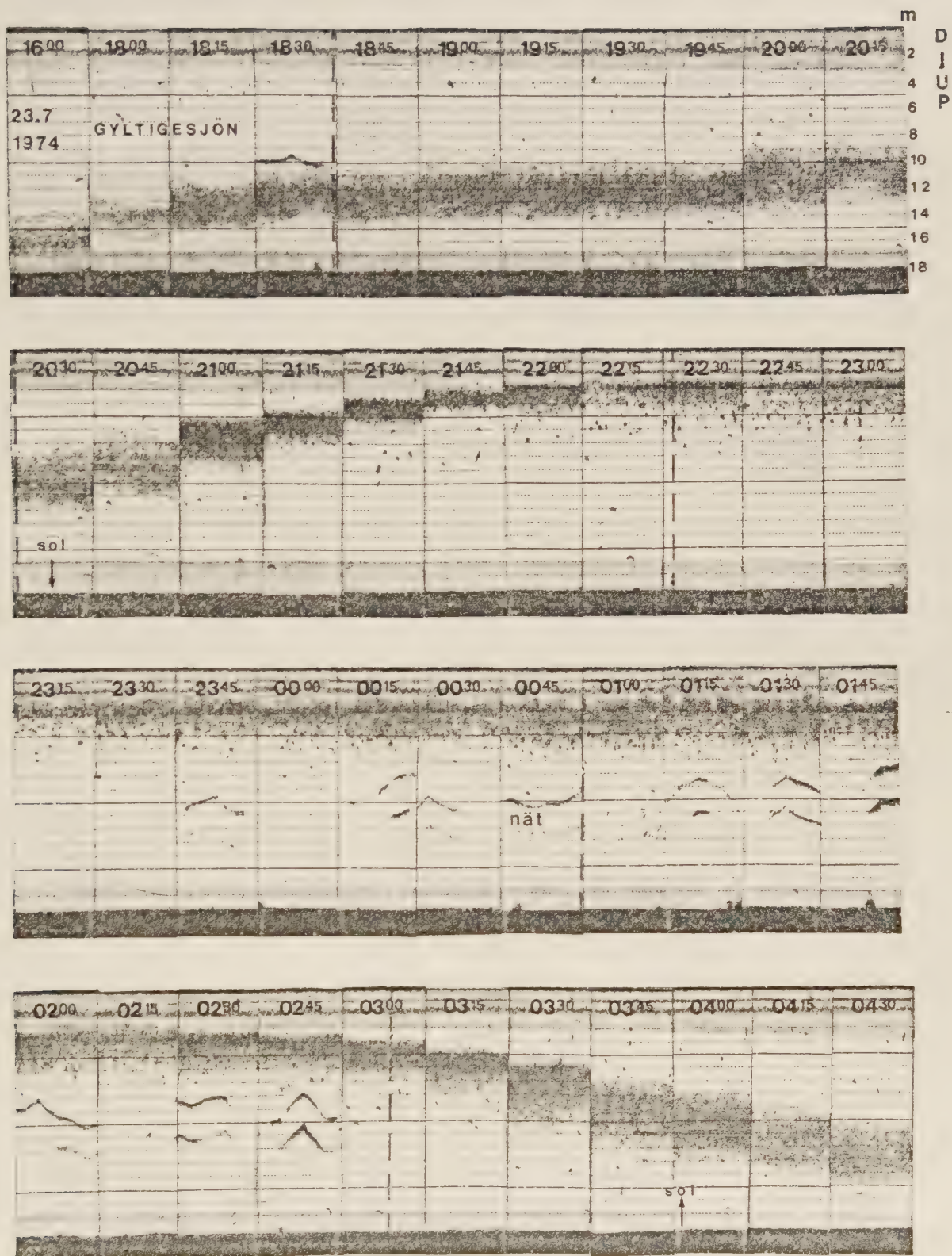
5.2 Resultat

5.2.1 Gyltigesjön

Ekolodningar i Gyltigesjön utfördes i samband med provfisker under somrarna 1972, 1974, och 1975 (Fig 12, 13). Enligt provfiskeresultatet förekom siklöja endast under 12 m djup, då som enda fiskart (Tab 8). Större mängder yngel förekom endast 1974 (identifierad som åldersklass I+ vid nätfisken år 1975).



Figur 12. Ekolodningsdiagram från Gyltigesjön juli 1972, 1974 och 1975 visade vuxna siklöjor (A), metallod och zooplankton (B), siklöjyngel och nät (C), upphängda, sjunkande, döda siklöjor samt zooplankton (D), uppstigande gasblåsor (E) och fritt sjunkande siklöja (F). I Fig D är läget för siklöjorna markerade såväl under som efter nedsänkandet.



Figur 13. Ekolodningsdiagram från Gyltigesjön 23-24.7.1974 visade siklöjynglets vertikala dygnsvandring. Solens upp- och nedgång är markerade med pilar.

Vid ekolodningarna i juli 1974 förekom på omkring 15 m djup under dagen ett 4 m högt kompakt eko, vilket sträckte sig över hela sjön. Samtidiga nätfisken med minsta tillgängliga maskstorlek (10,8 mm) gav inga fångster, men nätfisken året därpå visade på förekomsten av en stark yngelårsklass 1974. Siklöjynglet började stiga uppåt omkring kl 17 samtidigt som solen försvann bakom de omgivande bergen (Fig 13). Stignings-takten var långsam fram till den teoretiska solnedgången, varefter ynglet mycket snabbt steg mot ytan. Strax efter kl 22 hade de nått 2 m djup. Då registreringar på mindre djup är osäkra, är det ovisst om ynglet steg ännu högre. Ynglet fanns kvar på 2 m djup under hela natten och några tendenser till upplösning kunde inte iakttas. I det första gryningsljuset 1 timme före solnedgången började ynglet sänka sig nedåt med en största hastighet vid tidpunkten för solens uppgång.

Under hela den tid som ynglet befann sig ovanför sitt dagsviloläge förekom enstaka ekon från djup under 12 m, vilka torde härröra från vuxna siklöjor, eventuellt också från kvarstannande yngel (jmf Tab 8). Det fanns inget i dessa ekons uppträdande som tydde på en dygnsvandring motsvarande ynglets.

5.2.2__Skärilen

Ekolodningar i Skärilen utfördes somrarna 1972 och 1974. I hypolimnion förekom då enligt provfiskeresultatet, förutom enstaka lakar, endast siklöja och blåsik (Tab 8).

Sjön ekolodades båda åren under dagtid. Den totala frånvaron av ekon i den pelagiska zonen (Fig 14), skiljer på ett markant sätt denna mycket klara och näringsfattiga sjö från de övriga sjöarna i undersökningen. På den övre bilden finns ett antal ekon (solitära fiskar) 0,5 m över botten. Fisk förekom emellertid med stor sannolikhet även närmare botten (jmf Fig 15) men registreras ej av ekolodet. Den dominerande delen av sjöns fiskfauna föreföll således under dagen vistas på eller mycket nära botten.

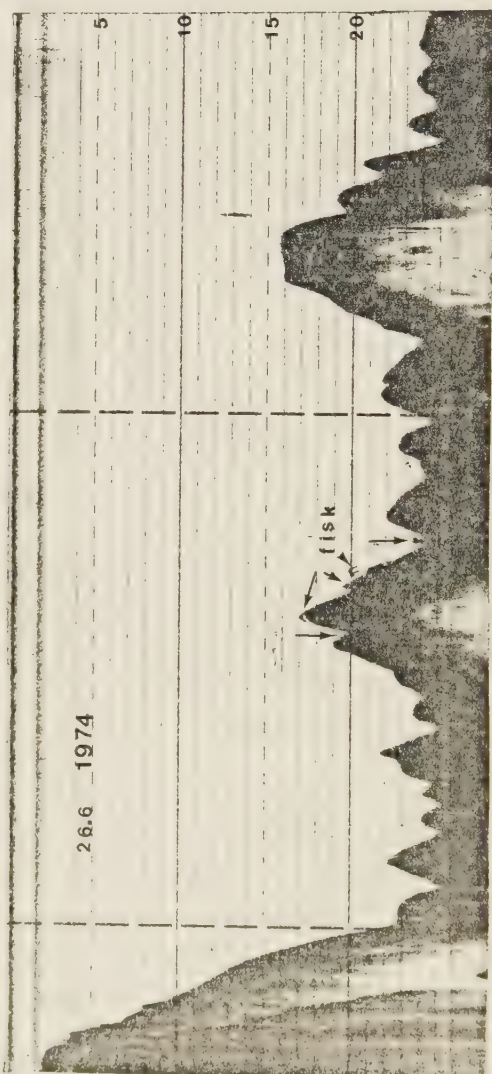
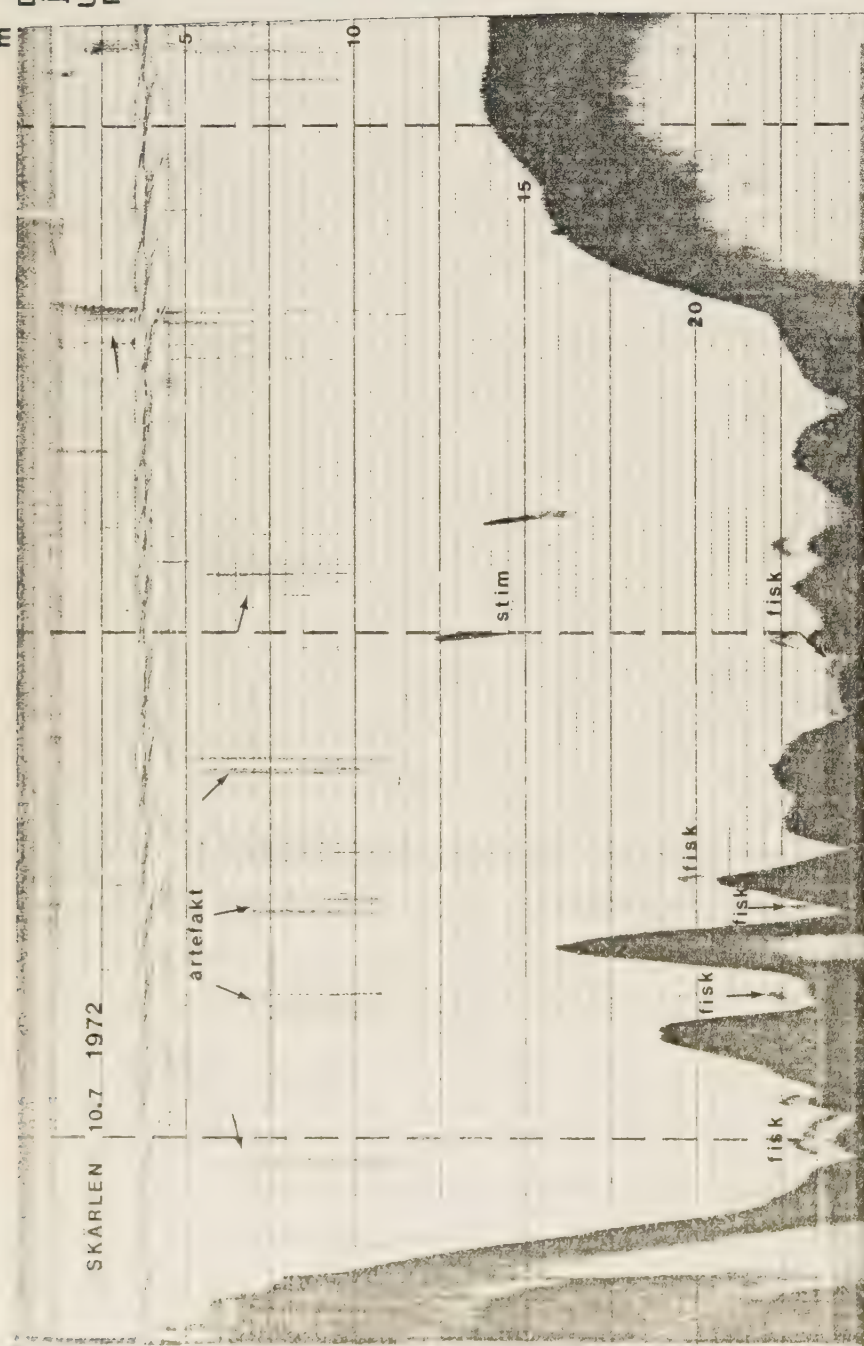
Nattetid förekom i epilimnion 2 typer av ekon, dels kraftiga "stimliknande" ekon, dels mängder av små prickar (Fig 15). De kraftiga ekona härrörde från turbulens orsakad av motorns propeller. De mindre ekona är mer svårdefinierbara, men kan ha åstadkommit av zooplankton eller årsyngel av fisk. I det sistnämnda fallet sannolikt mört eller abborre eftersom fiskarna ej uppsökte hypolimnion.

I hypolimnion förekom ekon, vilka genom nätfisken kunde identifieras som orsakade av siklöja. Siklöjorna började i samband med solnedgången att stiga uppåt och hade vid midnatt nått sin högsta nivå på 11 m djup i språngskiktet. Därefter började de snabbt sjunka igen ned till 15 m djup och i samband med gryningen kunde en viss stimbildning noteras. Två till tre timmar efter soluppgången hade alla ekon försvunnit och fiskarna hade uppenbarligen återtagit sin position i anslutning till botten. Provfisken under påföljande år visade, att yngelårsklassen år 1974 var mycket svag, varför ekona torde orsakats av vuxna siklöjor.

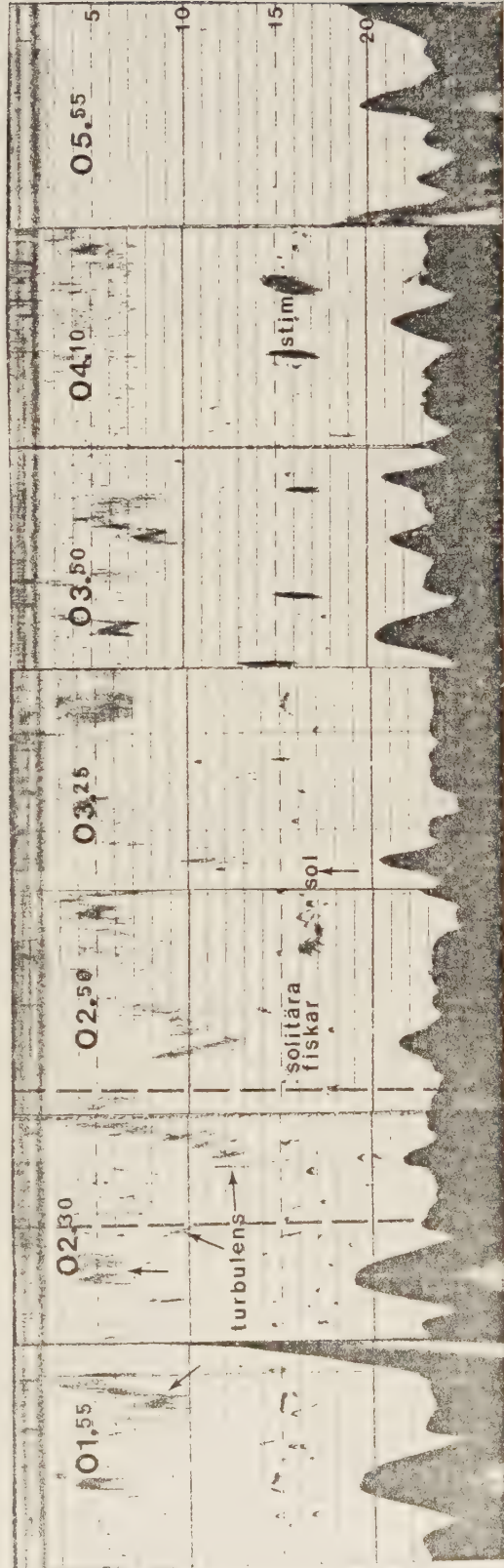
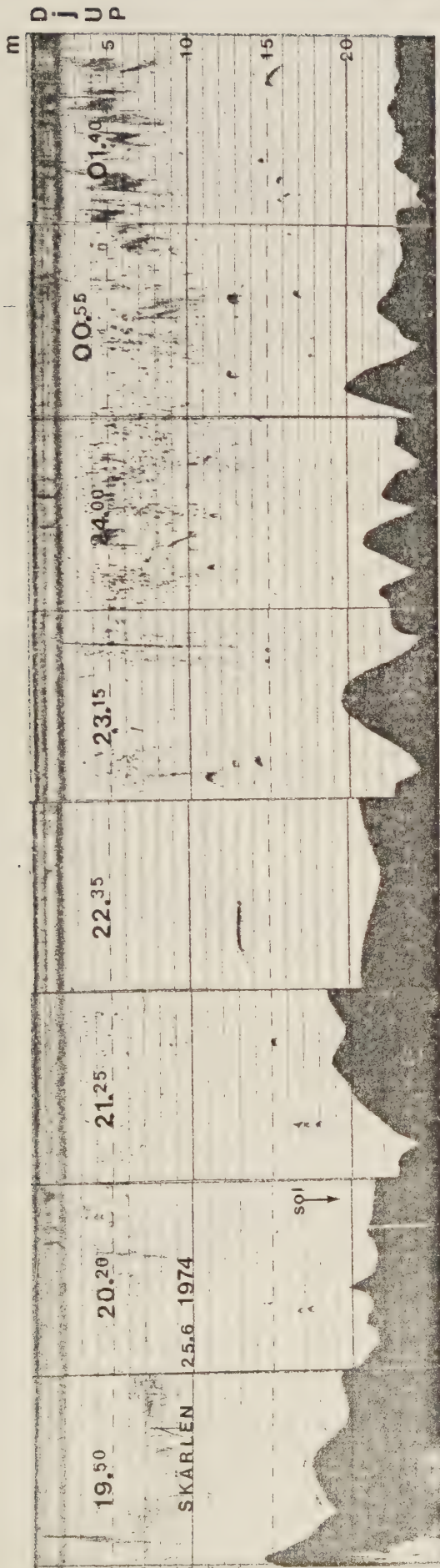
5.2.3 Bolmen

Ekolodningar i Bolmen utfördes åren 1970, 1972, 1974 och 1975. År 1970 ekolodades de litorala delarna av södra och norra Bolmen (Hamrin 1973). Norra Bolmen var vid denna tidpunkt ej skiktad och andelen siklöja försumbar, medan det i södra Bolmen förekom ett språngskikt på 20 m djup. Ovanför detta dominerades fiskfaunan av mört och abborre. Majoriteten av de i epilimnion förekommande ekona torde därför ha härstammat från dessa fiskar, vilka vid skymningen lämnat botten. Vid brant sluttande bottnar förekom dessa ekon även över djupare områden nattetid, varvid de i vissa fall kan förväxlas med siklöja.

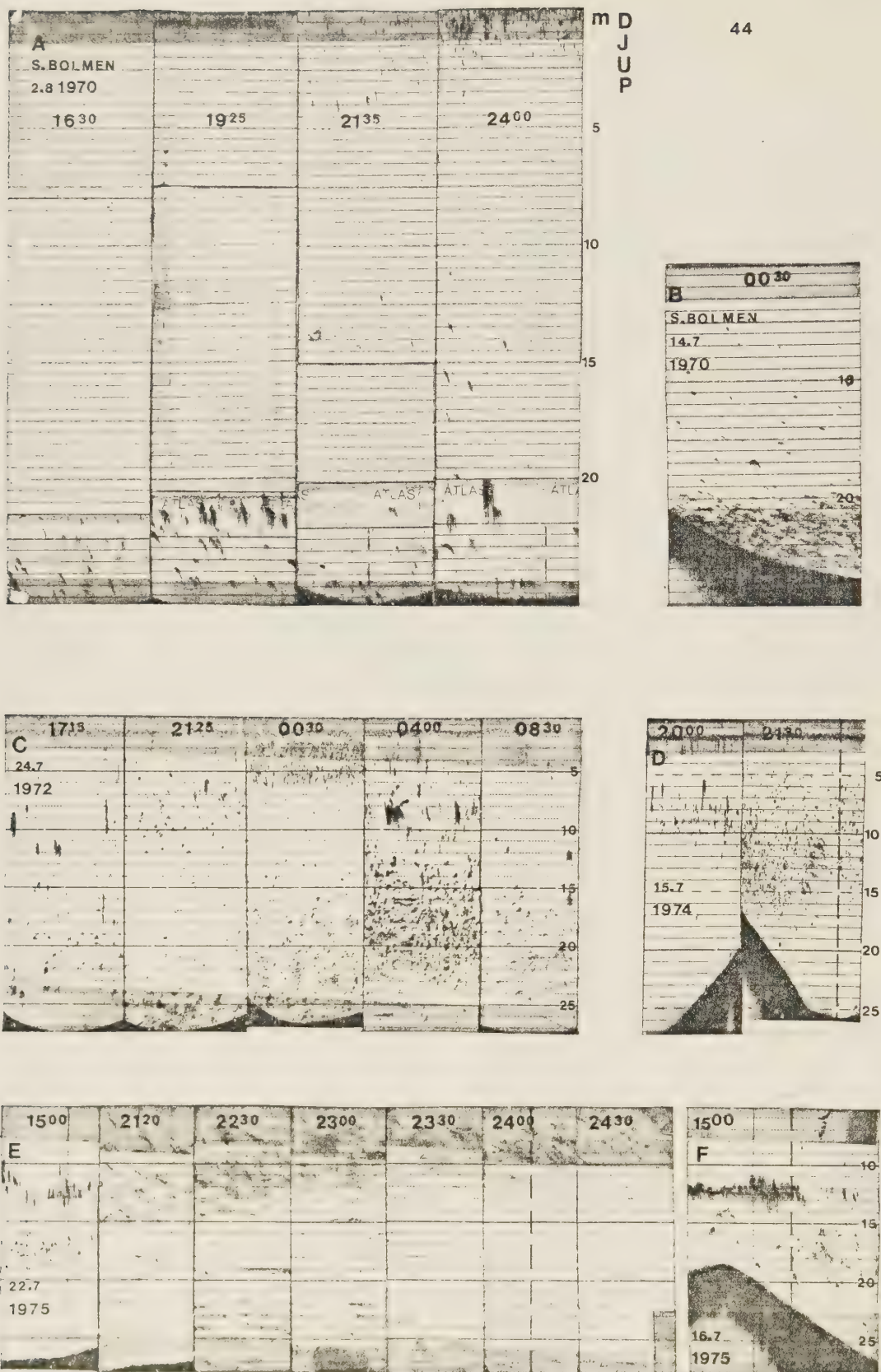
I södra Bolmen förekom enligt provfiskeresultatet dessutom gös och abborre i metalimnion och siklöja, sik och lake i hypolimnion (Tab 8). Antalsmässigt dominerades hypolimnion fullständigt av siklöja. De hypolimniska ekolodningsdiagrammen från södra Bolmen 1970 (Fig 16a, b) visar, att endast

m
D
J
U
P

Figur 14. Ekolodningsdiagram från Skärle 10.7.1972 och 26.6.1974 vid sande fiskekon under dagtid. De vertikala, svaga linjerna är artefakter.

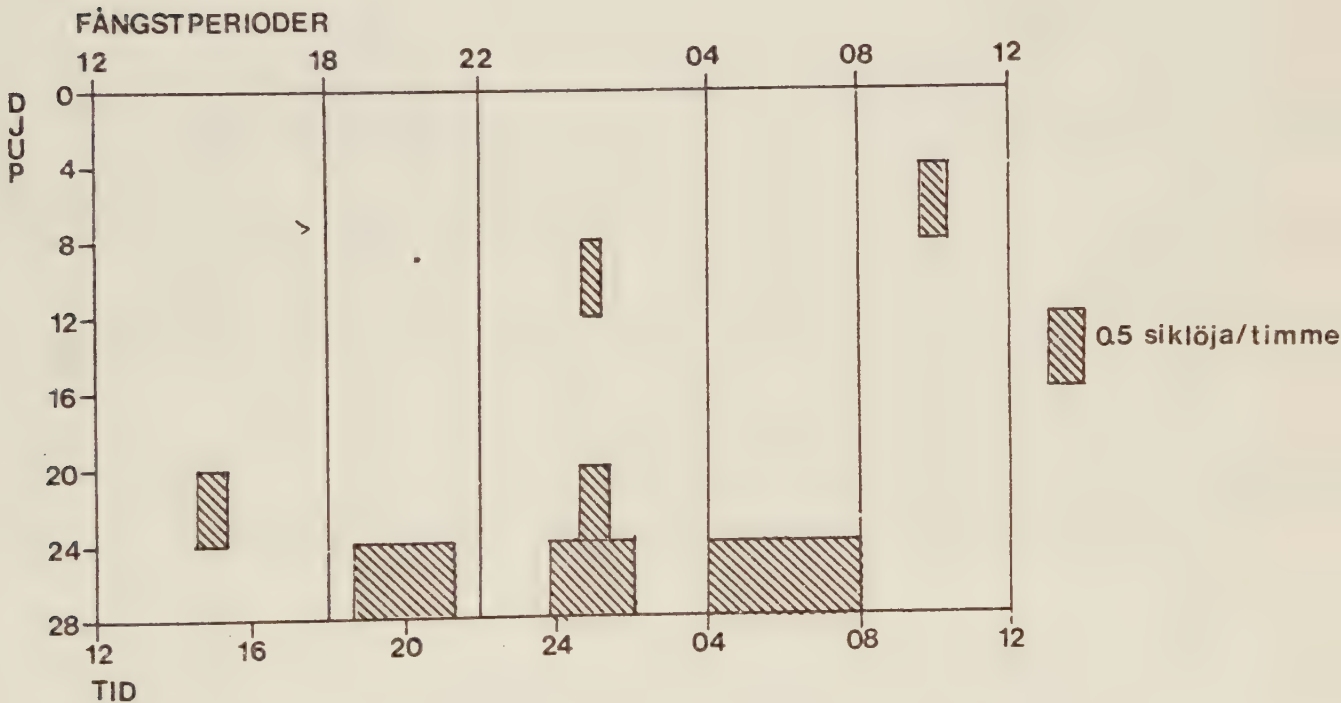


Figur 15. Ekolodningsdiagram från SkärLEN 25.6.1974 visande vertikal dygnsvandring hos siklöja samt turbulens orsakad av båtens propeller. Solens upp- och nedgång är markerad med pilar.



Figur 16. Ekolodningsdiagram från södra Bolmen 2.8.1970 (A), 14.7.1970 (B), 24.7.1972 (C), 15.7.1974 (D), 22.7.1975 (E) och 16.7.1975 (F) visande vertikal dygnsvandring hos siklöja. I diagram C-F syns två skilda skikt, sannolikt bestående av yngel (överst) och äldre fiskar.

ett fåtal fiskar steg upp mot ytan under natten. Den starkare koncentrationen av siklöja under juli jämfört med augusti berodde på att språngskiktet var mera markerat under juli. I södra Bolmen förekom fiskarna i juli 1972 framför allt under natten i två skilda skikt ungefärligt åtskilda av nivån 15 m. De undre fiskarna steg under natten upp till drygt 15 m djup, medan de övre fiskarna - som under dagen visade en starkare tendens till stimbildning än de undre - steg ända upp till ytan (Fig 16 c). Vid ett dygnsfiske den 24-26.7.1972 (Fig 17), med ett 6 m brett och 30 m högt nät av heldragen nylon som endast fångar vuxna fiskar, erhölls enbart siklöjor och endast i hypolimnion. De var aktiva under perioden skymning till gryning.



Figur 17. Fångst per timme av siklöja (84 st.) på olika djup och under olika perioder av dygnet i södra Bolmen 24-26.7.1972 i ett nät (4·30 m) av heldragen, ofärgad nylon med maskstorleken 15 mm.

Nätfisken sommaren 1974 visade, att siklöjan - i motsats till förhållandet under övriga somrar under perioden 1970-1976 - huvudsakligen förekom i epilimnion (Fig 25). Ekolodningsdiagram-

men för detta år ger en likartad bild (Fig 16 D), vilket visar att ekona verkligen härrörde från siklöjor. 1975 är det enda av ekolodningsåren, under vilket det förekom en stark yngelårsklass i sjön (Fig 25). Ekon av dessa fiskar registrerades (Fig 16 F) genom en markerad stimbildning på 11-14 m djup, dvs i språngskiktet. Under dessa kraftiga ekon syns ett antal solitära fiskar på nivån 15-20 m, vilka sannolikt är vuxna siklöjor. Vid dygnsekolodningarna den 22.7.1975 (Fig 16 E) fungerade inte ekolodet tillfredsställande, men tendensen att de översta fiskarna steg upp mot ytan under natten medan de undre fiskarna förblev i hypolimnion, kan ändå skönjas.

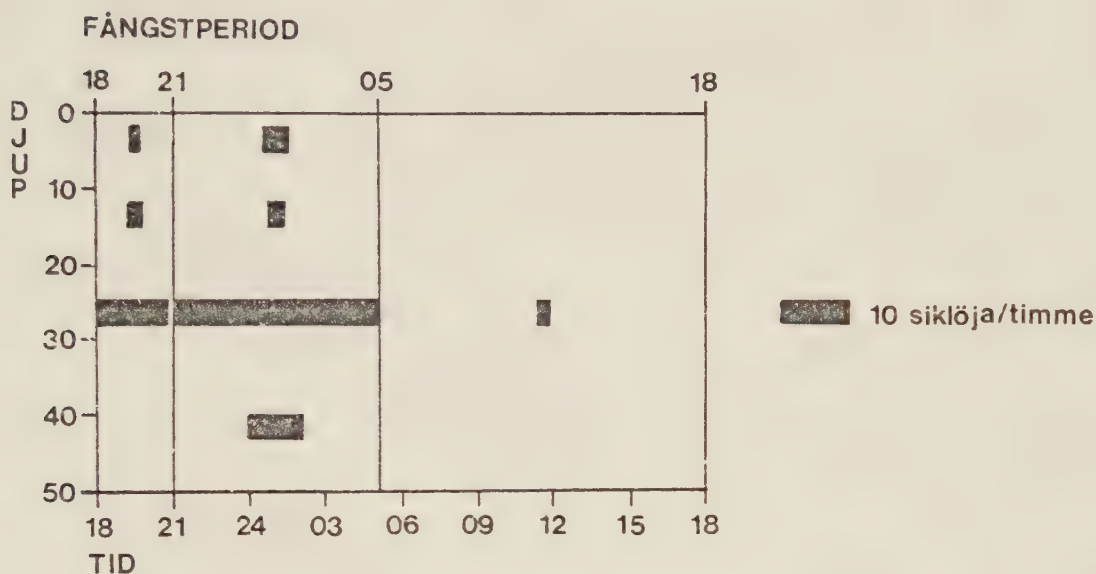
5.2.4 Ivösjön

Den pelagiska fiskfaunan i centrala Ivösjön domineras i epilimnion av abborre, i övre hypolimnion av nors och siklöja och i nedre hypolimnion av lake (Tab 9, provfiskeresultat 1974). Även under åren 1973 och 1977 var fiskfaunans fördelning likartad (Hamrin et al. 1974, 1978). Även ekolodningar under 1973, 1974, 1976, 1977 och 1978 har visat, att fisken förekommit på samma nivå under olika somrar (op. cit., Hamrin et al. 1977 samt Fig 21). Sjöns dominerande fiskart är nors, men nästan hela populationen är för småvuxen för att fångas i nät. Artens dominans har dock kunnat visas genom trålning med finmaskig trål och genom sprängning under sommaren 1977 (Hamrin et al 1978). Vid 10 minuters trålning i hypolimnion erhöles 16.000 fiskar, varav drygt 99 % var nors (främst åldersklass 0+) och resten siklöja.

Den vuxna norsen har enbart fångats i övre hypolimnion (Hamrin et al. 1974, 1978), medan årsynglet under natten iakttagits i ytan i samband med ekolodningarna under augusti 1974 (Fig 21). Sprängningar under sommaren 1978 i samband med ekolodningar i skymningen har visat, att stora mängder årsyngel av nors då befann sig i epilimnion (Hamrin in prep). Enstaka exemplar av siklöja har fångats på alla nivåer i centrala Ivösjön, men fångsterna var väsentligt större på drygt 20 m djup än på övriga nivåer (Hamrin et al. 1974, 1978 samt Tab). Enstaka exemplar av årsyngel fångades under sommaren 1977 dels i ytan, dels på omkring 20 m djup (Hamrin in prep.). Vid sprängningar

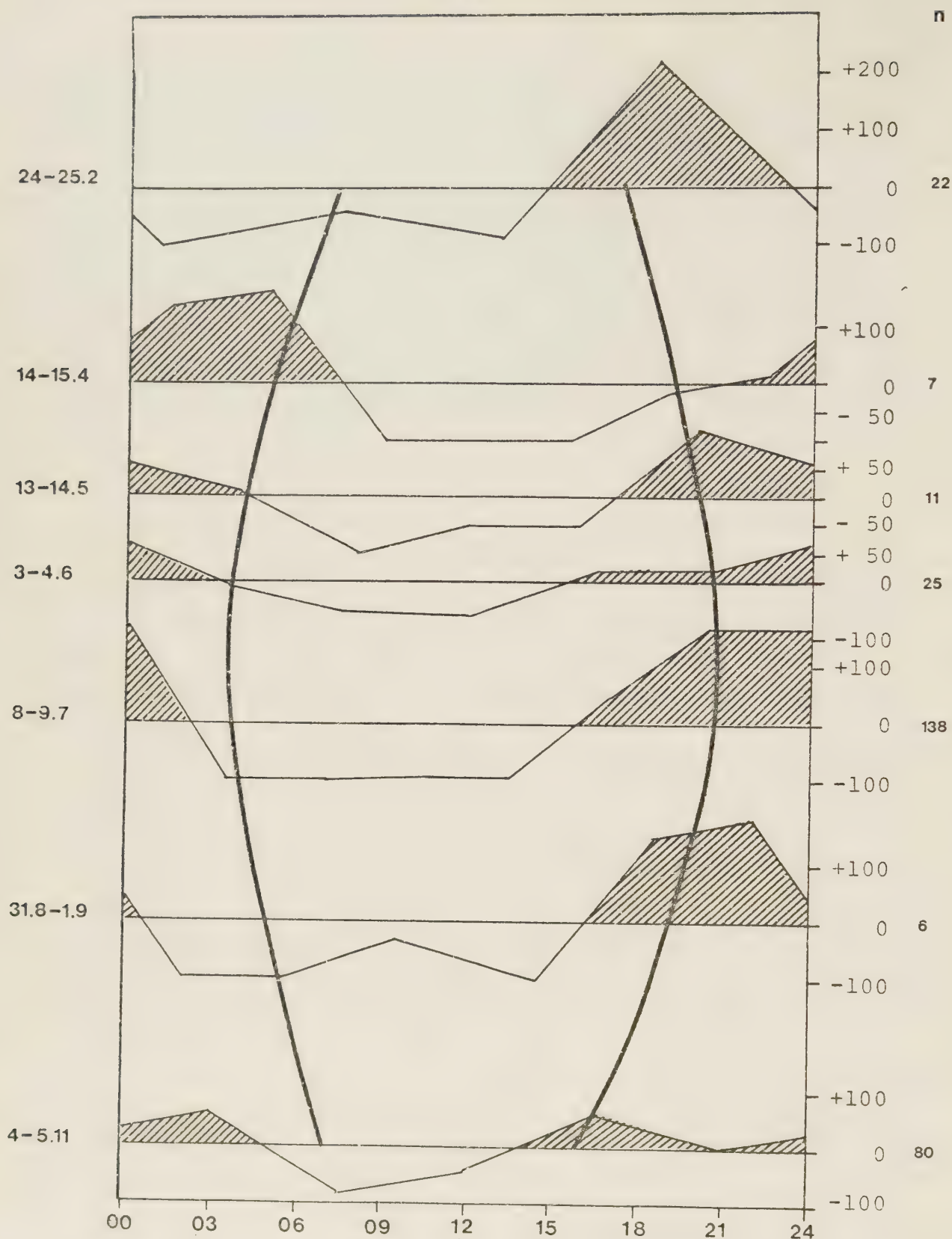
under dagtid har årsyngel av siklöja erhållits på 20 m djup tillsammans med stora mängder nors.

Enligt resultaten från dygnsfisken efter vuxna siklöjor förekom under sommaren 1973 de flesta fiskarna på nivån 25- 28 m (Fig 18). De var aktivast under tiden 2100 - 0500. Kvällen före dygnsfiskets start fångades ett betydande antal siklöjor i ytan. Det är allmänt känt av fiskare runt sjön, att siklöjan vid vissa tillfällen "badar" i samband med skymningen.

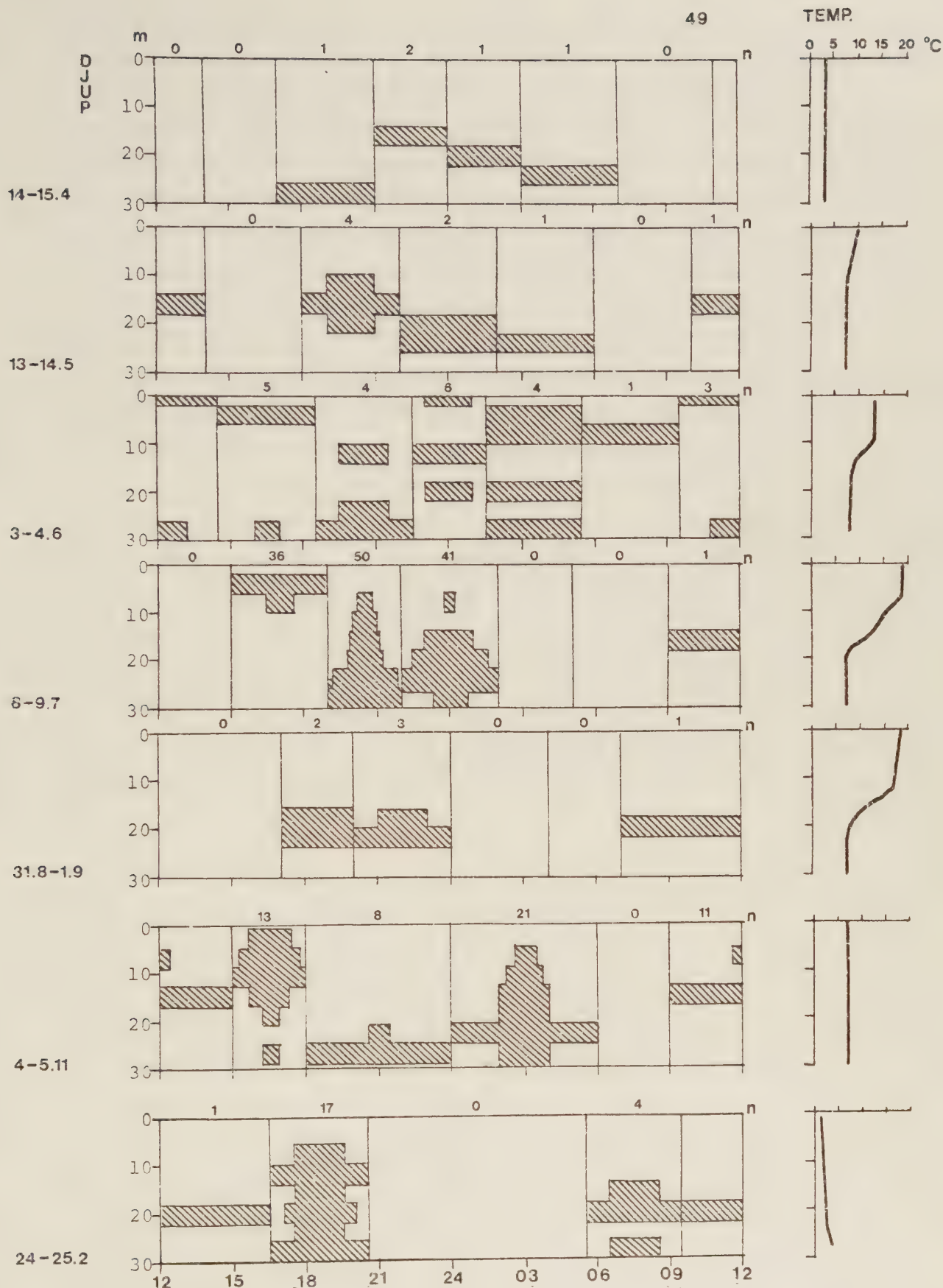


Figur 18. Fångst per timme av siklöja (388 st.) på olika djup och under olika perioder av dygnet i C. Ivösjön 14-15. 8.1973 i nät (30·3 m) av heldragen, ofärgad nylon med maskstorleken 15 mm.

Siklöjans rörelseaktivitet under olika månader studerades i norra Ivösjön under 7 dygn under perioden maj 1976 till februari 1977 (Fig 19). I maj och månadsskiftet augusti/september var antalet fångade fiskar mycket lågt. Vid alla tillfällena var siklöjans (vuxna exemplar) aktivitet högst i skymningen och avtog sedan successivt för att i gryningen vara mycket låg. Aktiviteten ökade 2-3 timmar före solnedgången, men avtog i gryningen redan innan solen gått upp. Aktiviteten var således inte bunden till en viss ljusintensitet. I november var skillnaden i aktivitet mellan olika tidpunkter på dygnet relativt liten och siklöjan uppvisade då två aktivitetsmaxima (skymning



Figur 19. Fångst per timme av siklöja inom djupet 0-30 m under olika perioder av ett dygn i april, maj, juni, juli, augusti/september och november 1976 samt februari 1977 i norra Ivösjön i ett nät (4.30 m) av heldragen, ofärgad nylon med maskstorlekarna 16,25 och 18,75 mm. Aktiviteten är uttryckt som skillnaden mellan aktiviteten för en viss period och medelaktiviteten dividerad med medelaktiviteten ($\frac{\text{akt}_i - \text{akt}_m}{\text{akt}_m}$). De tjocka, heldragna linjerna visar tidpunkten för solens upp- och nedgång.



Figur 20. Siklöjfångstens vertikala fördelning under olika perioder av ett dygn (samma datum), på samma plats och med samma metod som i Fig 19. Största fångsten inom ett djupintervall av 4 m har vid varje fiskeperiod markerats med periodens längd.

resp gryning). I februari (under is) kvarstod mönstret med två aktivitetsmaximum.

Samtidigt med aktivitetsstudierna undersöktes sikløjans djuppreferens under dygnet (Fig 20). I motsats till vad fallet var med rörelseaktiviteten, varierade mönstret för den vertikala fördelningen under dygnet mellan olika månader. Provtagningarna i april, maj och september omfattade emellertid mycket få fiskar. I april och maj förelåg en tendens till uppvandring i skymningen och ett sakta nedstigande fr o m midnatt. I juni, då språngskiktet började etableras, förekom 2 grupper av fiskar. En grupp med samma vandringsmönster som under april och maj och en annan grupp som vistades i ytan under dagen och vandrade ned i språngskiktet under natten. I juli förekom sikløjorna i hypolimnion under större delen av dygnet, men vandrade upp till ytan under eftermiddagen. I månadsskiftet augusti/september hade syrehalten i hypolimnion sjunkit under 3 mg/l. De låga fångsterna tydde på, att sikløjorna då hade inaktiverats. Någon tendens till vertikalvandring var inte märkbar. I november var fångsterna åter stora. Aktivitetsmönstret med två maxima återspeglades även i djupfördelningen med uppvandring under såväl skymning som gryning. Ett liknande mönster förekom i februari.

Ekolodningar utfördes i Ivösjön i augusti 1974, varvid dels en viss sträcka kördes med låg fart, dels båten låg helt stilla (Fig 21 resp 22). I det sistnämnda fallet återspeglar de registrerade "strecken" fiskarnas rörelse. Även om vissa undantag förekom, förflyttade sig fiskarna i horisontell led. Den vertikala rörelsen var inte urskiljbar under det studerade tidsintervallet.

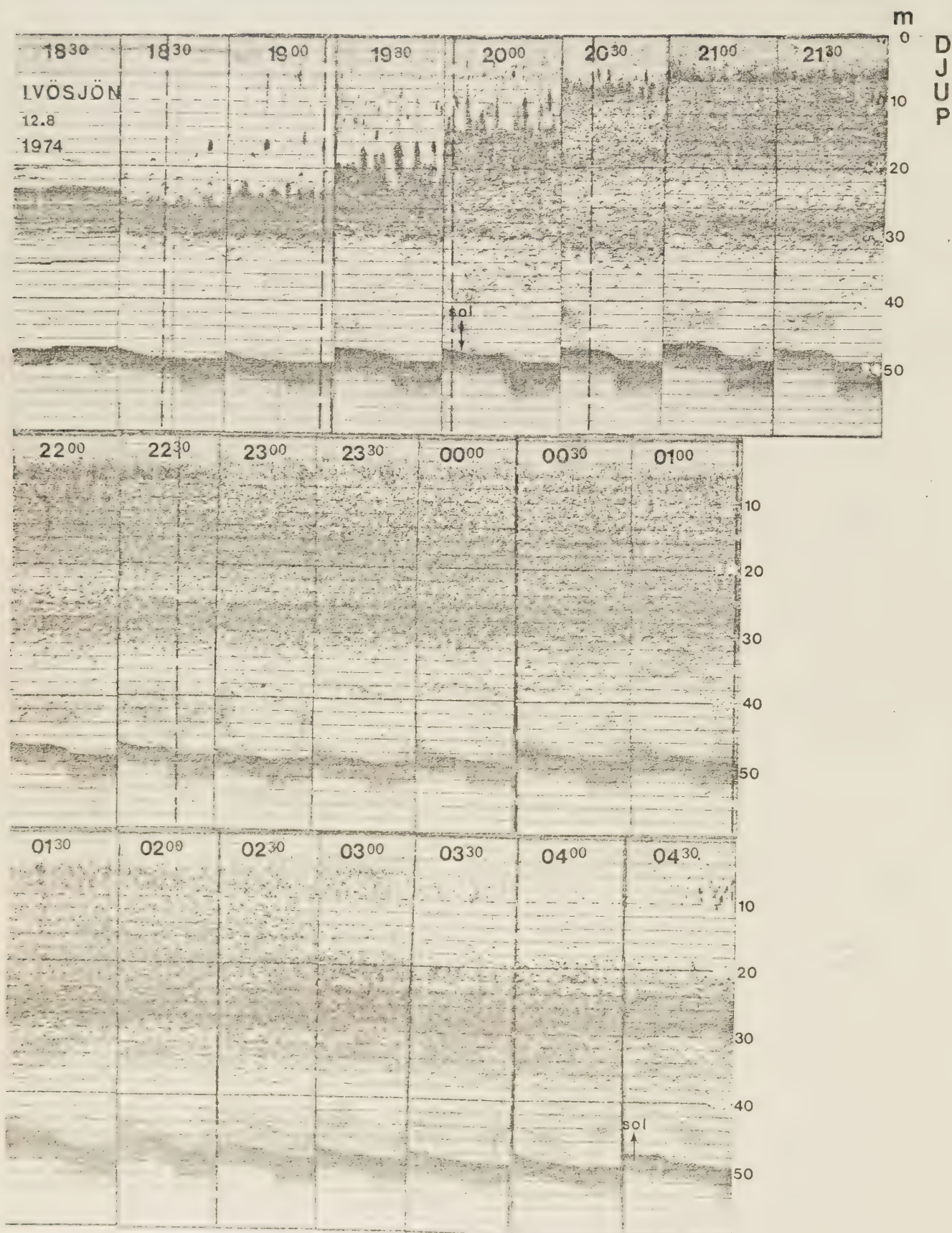
Ekolodningarna visade, att det under dagen förekom ett kompakt skikt av fisk på djup mellan 23 och 32 m. Detta skikt sträckte sig över hela sjön och bestod med stor sannolikhet av såväl siklöja som nors (Hamrin et al. 1974, 1978 samt Tab 8). Sprängningar under dagtid sommaren 1978 har bekräftat denna slutsats (Hamrin in prep). I skymningen började skiktet att differentieras i vertikal led. Efter solnedgången kunde tre skikt urskiljas: ett strax under ytan, ett på omkring 20 m djup och

ett på drygt 30 m djup. Iakttagelsen av norsyngel i ytan under ekolodningen samt resultatet av sprängningar i epilimnion under kvällstid sommaren 1978 har visat, att det övre skiktet bestod av norsyngel. Sprängningarna visade även, att det mellersta skiktet bestod av årsyngel och fjolårsyngel av nors, och att det understa skiktet bestod av nors och siklöja. Efter solnedgången "sjönk" också enstaka fiskar från 30 m nivå ned mot botten. Före midnatt började skiktet med norsyngel att sjunka nedåt och hade vid midnatt förenat sig med det mellersta skiktet bestående av års- och fjolårsyngel av nors. Ett betydande antal enskilda norsar förekom dock fortfarande ända upp till ytan. Efter midnatt började även fiskarna på 20 m djup att röra sig nedåt och förenade sig i gryningen med de norsar och siklöjor, vilka under hela natten förblivit på 30 m nivå.

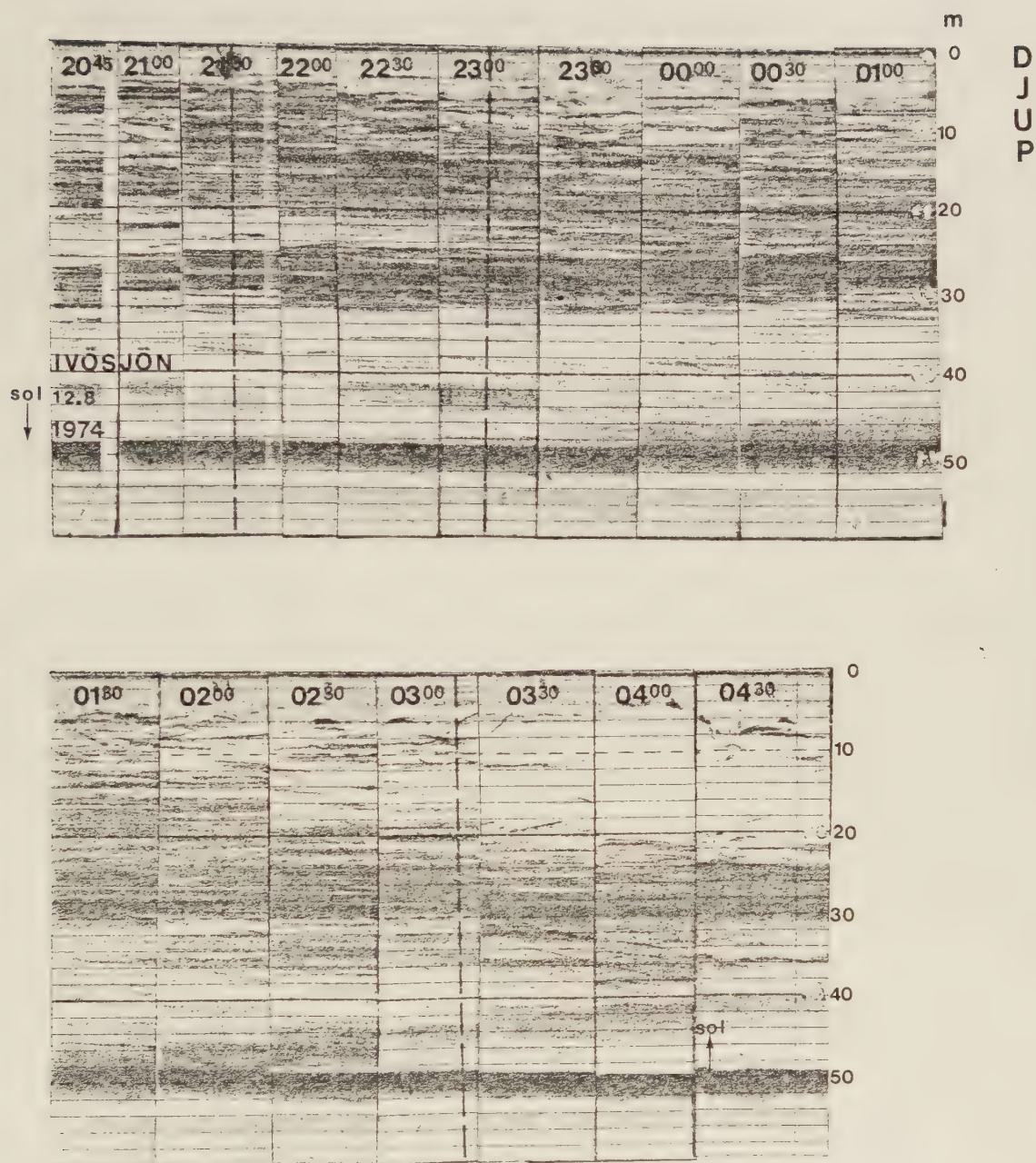
Under dessa fiskar, vilka antingen låg stilla eller rörde sig enligt ett cykliskt förlopp, kan över botten urskiljas ett "molnliknande" eko, vilket vandrade upp till 40-m nivå under såväl skymning som gryning. Däremellan uppehöll sig organismerna på botten. Rörelseschemat och ekots svaga, molnliknande utseende tyder på, att organismerna utgörs av mindre kräftdjur. Tänkbara arter är *Mysis relicta* eller *Pallasea quadrispinosa*, vilka förekommer i stort antal på det aktuella djupet (Hamrin et al 1974).

5.2.5 Sammanfattning av egna resultat

Resultaten från ekolodningar och provfisken beträffande siklöjans vertikala fördelning överensstämde i de fall där parallella undersökningar gjorts och där fullt säkra slutsatser kan dras genom frånvaron av nors (Gyltigesjön, Bolmen, Skärmen). Det förelåg även god överensstämmelse mellan ekolodningar och provfisken vad gäller förekomsten av starka och svaga årsklasser av siklöja (Gyltigesjön, Bolmen). Ekon förekom i flera fall i olika skikt och hade då oftast olika utseende. Ytligt förekommande ekon (Fig 13, 16 C-F) var talrikast under år med starka yngelårsklasser och härrörde med all sannolikhet från dessa. Under dagtid förekom dessa ekon i isolerade grupperingar tydande på stimbildning hos ynglet. Dessa ekon registrerades i vatten



Figur 21. Ekolodningsdiagram från centrala Ivösjön 12-13.8.1974 visande fiskens vertikala dygnsvandring. Mätningen gjord från båt i långsam rörelse. Pilarna markerar solens upp- och nedgång. De vertikalvandrande fiskarna utgörs huvudsakligen av nors (årsklass 0+ och 1+).



Figur 22. Ekolodningsdiagram från centrala Ivösjön 12-13.8.1974 visande fiskens vertikala dygnsvandring. Mätningen gjord från stillaliggande båt. Pilen markerar solens upp- och nedgång. De vertikalvandrande fiskarna utgörs huvudsakligen av nors (årsklass 0+ och I+).

med högre temperatur än de ekon, vilka förekom på större djup och i skikt med mer horisontell utbredning. De senare ekona härrörde med all sannolikhet från vuxna fiskar. Nätfisken har visat, att de mindre fiskarna förekom högre upp i vattenmassan (Fig 41). Ekolodningarna har också visat, att majoriteten av alla åldersklasser av siklöja under dagtid förekom i hypolimnion.

Siklöjynglet steg i skymningen uppåt och bröt som regel igenom språngskiktet för att i gryningen återta sitt ursprungliga läge (Gyltigesjön, Bolmen). De äldre siklöjornas beteende under perioden skymning-gryning var ej enhetligt och varierade alltifrån en enbart horisontell rörelse (Fig 16), vilket delar av populationerna demonstrerat i alla de undersökta sjöarna, över en begränsad dygnsvandring till metalimnion (Fig 15, 16) till en fullständig dygnsvandring ända upp till ytan. Det sistnämnda vandringsmönstret har bara konstaterats under vissa dygn i Ivösjön (Fig 20).

Samtidigt har nätfisken visat, att vid temperaturer under 20 °C har i samtliga sjöar utom Gyltigesjön förekommit varierande mängder vuxna siklöjor i ytan (Tab 8), även om någon vertikalvandring inte kunnat påvisas med ekolod. Det är ovisst om dessa siklöjor dygnsvandrat eller mer permanent förekommit i de övre vattenskikten.

Siklöjan var aktiv under perioden skymning till gryning med normalt ett aktivitetsmaximum men under vinterhalvåret ibland med två. I Ivösjön var siklöjans aktivitet under eftermiddagen större än i de övriga sjöarna, samtidigt som en större del av populationen under skiktade förhållanden förekom i epilimnion. Det tycks bland de undersökta sjöarna endast vara i Ivösjön, som vuxna siklöjor under sommarkvällar "badar" i ytan (egna iakttagelser och muntl. medd.).

5.3 Diskussion

De vuxna sikløjorna förekom under sommarstagnationen huvudsakligen i hypolimnion och de vertikala dygnsvandringarna nådde i allmänt ej epilimnion. Detta överensstämmer med resultaten från tidigare undersökningar (Schärfe 1951, Lieder 1962, Dembinski 1971). I Ivösjön förekom under skiktade förhållanden delar av sikløjpopulationen i epilimnion (Almer 1972a samt Fig 20). Liknande resultat har erhållits i Mälaren (Northcote & Rundberg 1970). Då både Ivösjön och Mälaren hyser betydande bestånd av nors, kan sikløjans epilimniska förekomst i de nämnda sjöarna vara orsakad av konkurrens med nors. Även sikløjpopulationer i sjöar utan nors har emellertid uppvisat stora variationer i de vertikala dygnsvandringarnas utsträckning från inga vandringar alls (Lieder 1962 samt Gyltigesjön) över en partiell uppvandring (Dembinski 1971) till en nästan fullständig uppvandring (Maitland 1967). Norsen och speciellt dess yngel företar fullständiga, vertikala dygnsvandringar såväl i avsaknad av siklöja (Andersson 1968) som vid parallell förekomst av siklöja (Dembinski 1971, Schärfe 1951 samt Ivösjön).

Sikløjans i Ivösjön skilde sig från de övriga sydsvenska populationerna genom en betydande dagaktivitet och liknade i detta avseende sikløjpopulationen i Mälaren (Northcote & Rundberg 1970). Undersökningarna på kontinenten lämnar delvis p g a metodproblem inga säkra slutsatser vad gäller dagaktiviteten. Det kan inte uteslutas, att sikløjans aktivitetsmönster i någon mån påverkas av förekomsten av nors.

Rörelseaktiviteten under dygnet är hos fiskar sannolikt betingad av ljusets växlingar. Detta innebär emellertid inte, att rörelsens riktning i förhållande till ljuset är lika entydigt bestämd. Således vandrar den med sikløjans mycket närbesläktade och likaledes nattaktiva indianlaxen (*Oncorhynchus nerka*) i vissa sjöar under natten från ytan ned i språngskiktet (Johnson 1961, Northcote et al. 1964, Finnel & Reed 1969), medan den i andra sjöar stiger från hypolimnion upp till vattenytan (Narver 1970, Brett 1971).

Narver (1970) fann, att höga epilimniontemperaturer kunde begränsa den uppåtriktade vertikalvandringen hos kallstenoterma fiskarter. Det är mycket sannolikt, att detta är en av orsakerna till den begränsade vertikalvandringen hos siklöja, vars övre preferenstemperatur ligger omkring 17 °C (Fig 24). Girså (1973) har visat, att cyprinider skyr områden där predatorer förekommer. En liknande reaktion hos siklöja skulle väsentligt minska artens möjligheter att uppsöka epilimnion. Samtidighet i aktivitet och rörelseriktning mellan planktivora fiskar och zooplankton är en välkänd förteelse, men Narver (op. cit.) fann vid en detaljerad studie av indianlaxen och dess föda, att något kausalsamband förmodligen inte förelåg. Detta styrks av att vertikalvandringen hos abborre och sik äger rum oavsett förekomst av födoorganismer (Volkova 1970, Eriksson 1975).

Brett (1971) förklarade indianlaxens vertikalvandring, vilken enbart sker under skiktade förhållanden, som en strävan att optimera metabolismen vid olika temperatur- och födomättnadsförhållanden. Denna teori förklarar emellertid inte det skiftande mönster, som siklöjans vertikalvandringar utgör. Teorin har också ifrågasatts av Valtonen (1974), eftersom den låga digestionshastigheten vid indianlaxens dagpreferenstemperatur förutsatte en anmärkningsvärt låg födokonsumtion under gryningen.

Det faktum att födomättnadsgraden påverkar fiskarters preferenstemperatur (Brett 1971, Elliott 1975) ger emellertid en förklaring till varför dygnsvandringen hos siklöja varierar såväl mellan samma storleksklasser i olika sjöar som mellan olika storleksklasser i samma sjö, liksom att den skiftar med tiden inom samma sjö. Den bestämmande faktorn kan i samtliga dessa fall vara tillgången på föda d v s copepoder och cladocerer. Dessas antal beror bl a på förekomsten av fiskyngel (jmf Fig 37). Olika storleksklasser av pelagiska fiskarter förekommer ofta på olika djupnivåer. Erfarenheterna i detta avseende från Bolmen, Gyltigesjön och sannolikt Ivösjön överensstämmer med resultat presenterade av Narver (1970), Dembinski (1971), Northcote & Rundberg (1971) och Nilsson (1974).

Siklöjan förekom i olika skikt i norra Ivösjön i juli 1976 (Fig 20). Siklöjor förekom då samtidigt i såväl epi- som hypolimnion under hela dygnet. En liknande situation har beskrivits av Fry (1937). Orsaken var antagligen densamma, nämligen att de större siklöjorna var de första att uppsöka hypolimnion under skiktningsperiodens inledning.

6. TEMPERATURPREFERENS

6.1 Inledning

Den för fiskar dominerande såväl styrande som kontrollerande faktorn är temperaturen (Fry 1947). Temperaturen är även viktig som letal faktor och är av avgörande betydelse för fiskens förekomst, metabolism och konkurrensförmåga (Brett 1960). Fiskars förmåga att registrera temperaturdifferenser är betydande och uppgår till omkring $0,5^{\circ}\text{C}/\text{min}$ (Bardach & Björklund 1957). I detta avsnitt behandlas temperaturen som styrande faktor. Försök har gjorts att i fält fastställa sikløjans preferenstemperatur under sommarstagnationen med ledning av sikløjans och temperaturens vertikala fördelning i olika sjöar. Om inte annat anges, har syremättnaden i hypolimnion vid provtagningstillfället överstigit 50 %.

6.2 Resultat

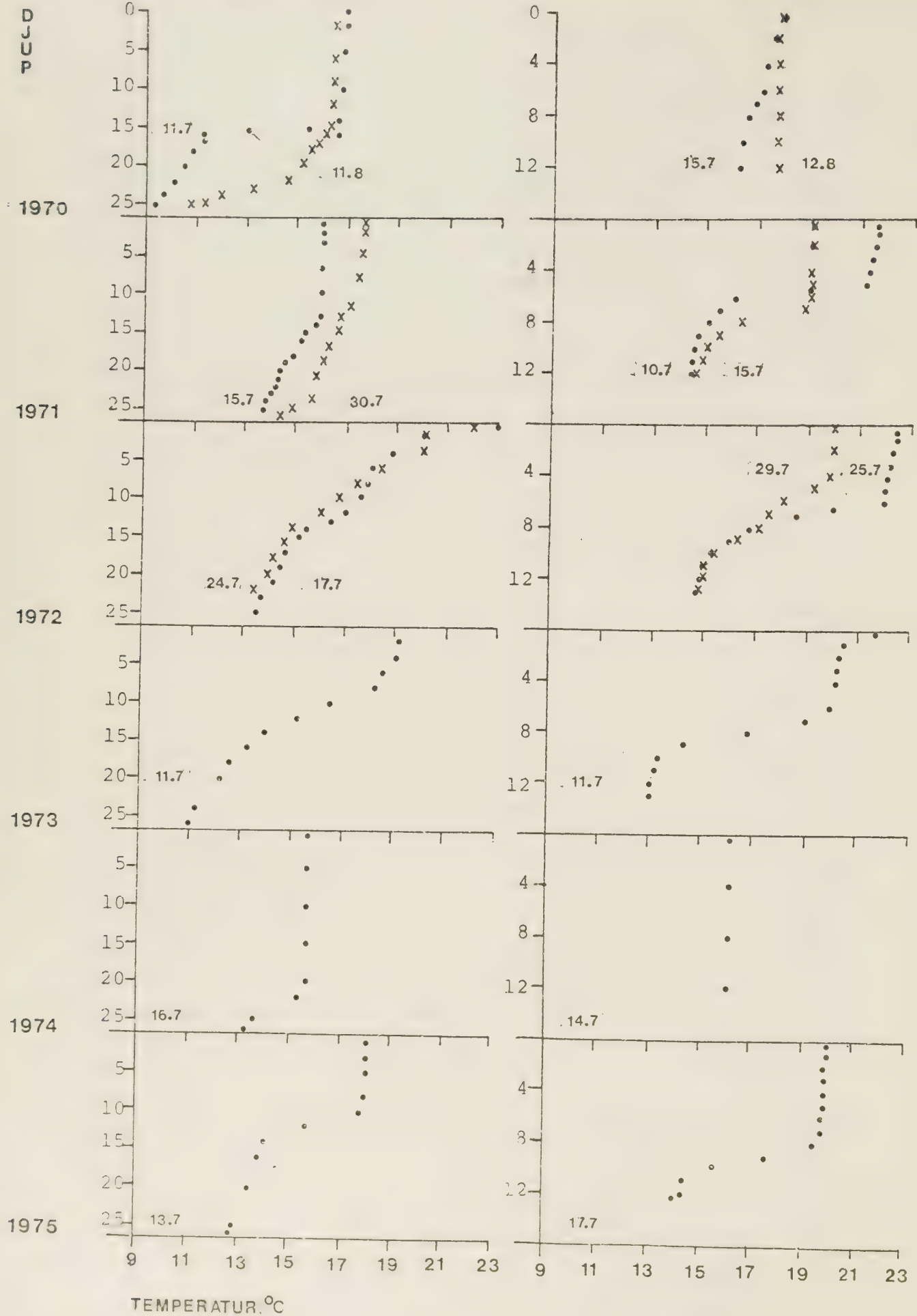
6.2.1 Bolmen

Bolmen har den högsta hypolimniontemperaturen av de undersökta sjöarna (Fig 23). Sambandet mellan sikløjans och temperaturens vertikala fördelning har studerats under perioden 1970-1975. Den bentiska fångstens storlek var omvänt proportionell mot temperaturen ($r = -0,96$). Sambandet mellan fångst och temperatur visar, att siklöja normalt ej förekommer vid temperaturer över 18°C . Kurvan för sambandet mellan fångst och temperatur (Fig 24) uppvisar inte något maximum inom det beskrivna temperaturintervallet ($10-18^{\circ}\text{C}$). Sikløjans optimala temperatur torde därför i detta fall vara lägre än 10°C .

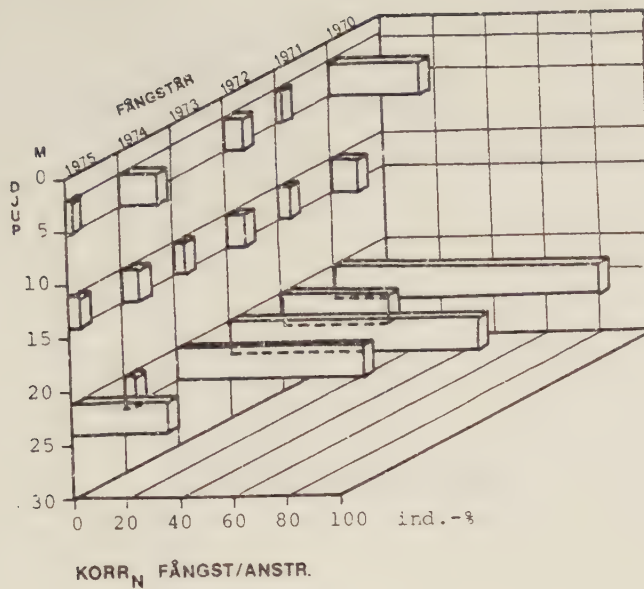
Under sommaren förekom siklöjan i hypolimnion, medan arten under hösten var spridd i hela vattenmassan (Fig 25). Ett undantag utgjorde dock sommaren 1974, då siklöjan huvudsakligen förekom i epilimnion. Yttemperaturen var då så låg som 16°C (Fig 23). Andelen sikløjor i epilimnion var också högre under de svala och blåsiga somrarna 1970-1972 (låga ytvattentemperaturer) än under de varma och lugna somrarna 1973 och

SÖDRA BOLMEN

NORRA BOLMEN

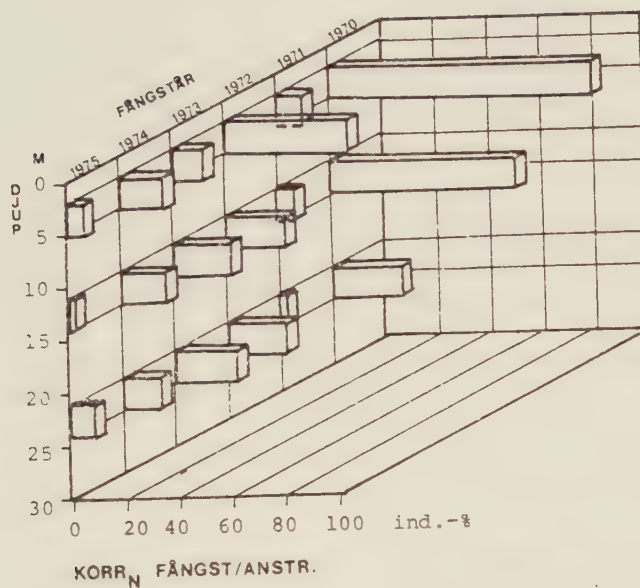


Figur 23. Temperaturprofiler för södra och norra Bolmen under juli och augusti 1970-1975.



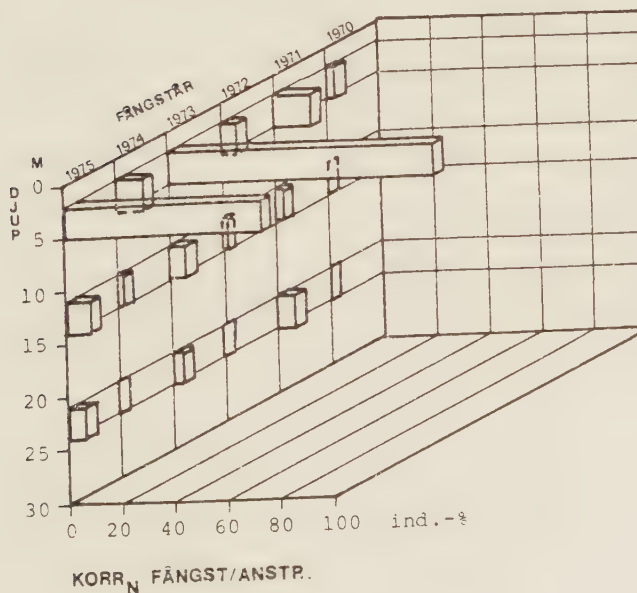
S. BOLMEN

JULI

ÅLDERSKLASS $\geq 1+$ 

S. BOLMEN

OKTOBER

ÅLDERSKLASS $\geq 1+$ 

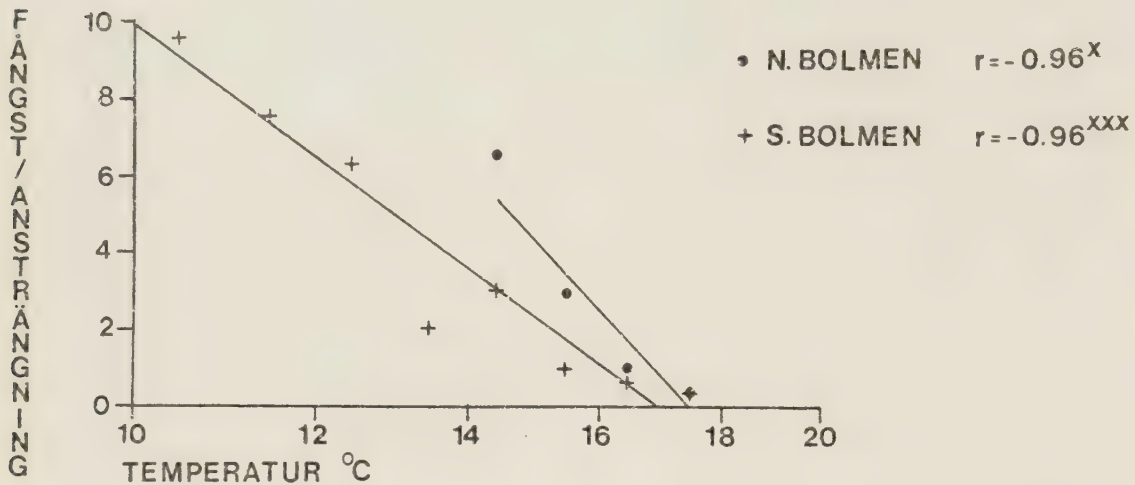
S. BOLMEN

OKTOBER

ÅLDERSKLASS 0+

Figur 25. Pelagisk fångst (antal) av skilda åldersklasser av siklöja på olika djup i södra Bolmen under juli och oktober 1970-1975. Varje stapel utgör medelvärde av 2 (1970, 1971) eller 3 fisker. 100 % motsvarar 230, 43 och 151 siklöjor i den översta, mellersta resp. understa bilden.

1975 (höga ytvattentemperaturer). Sikløjans möjlighet att sommartid utnyttja epilimnion var uppenbarligen avhängig av epilimniontemperaturen.

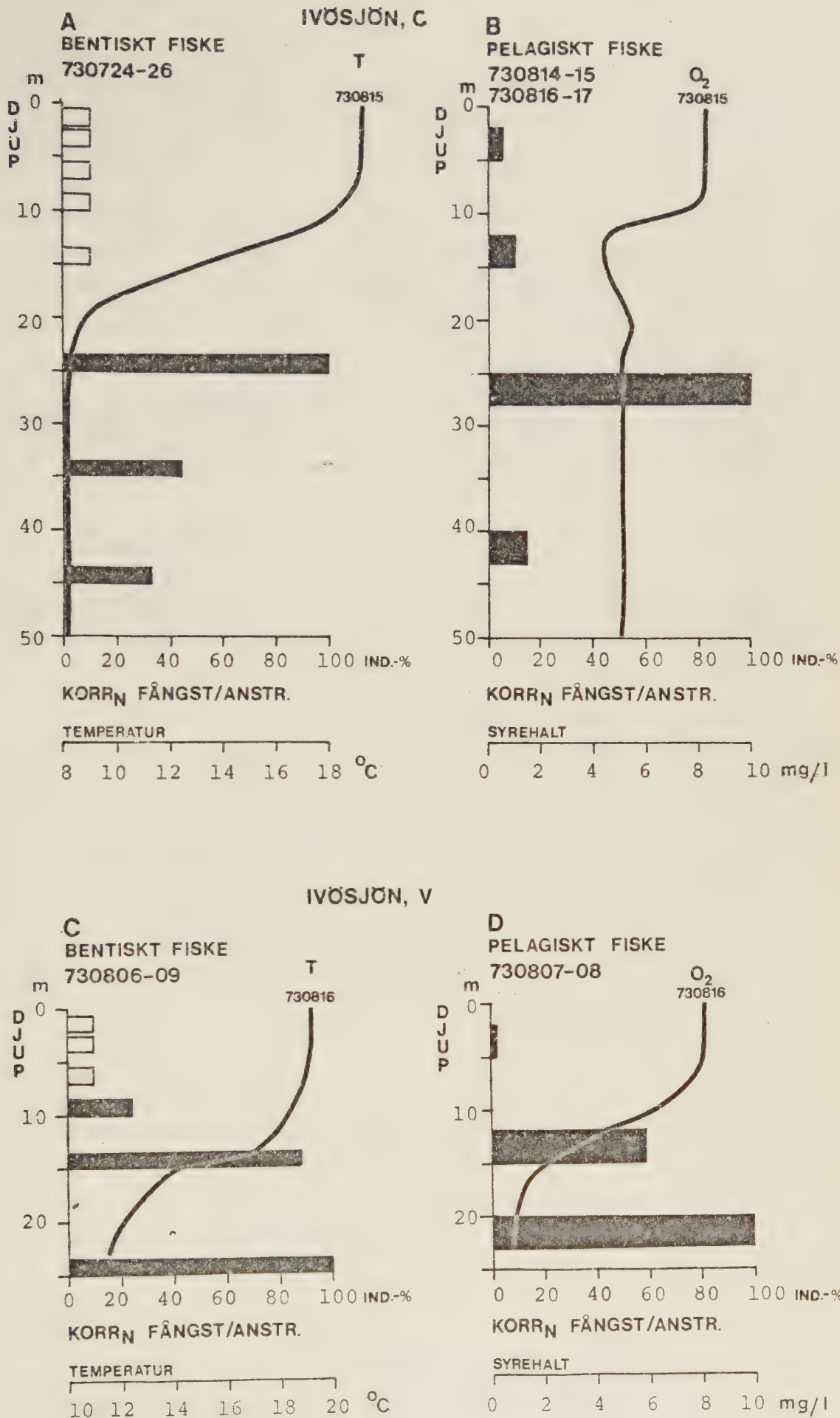


Figur 24. Bentisk fångst av siklöja vid olika temperaturer (semi-logaritmisk skala) i juli i södra och norra Bolmen 1970-1972. Varje punkt utgör medelvärdet av 2 eller 3 24-timmars fisken.

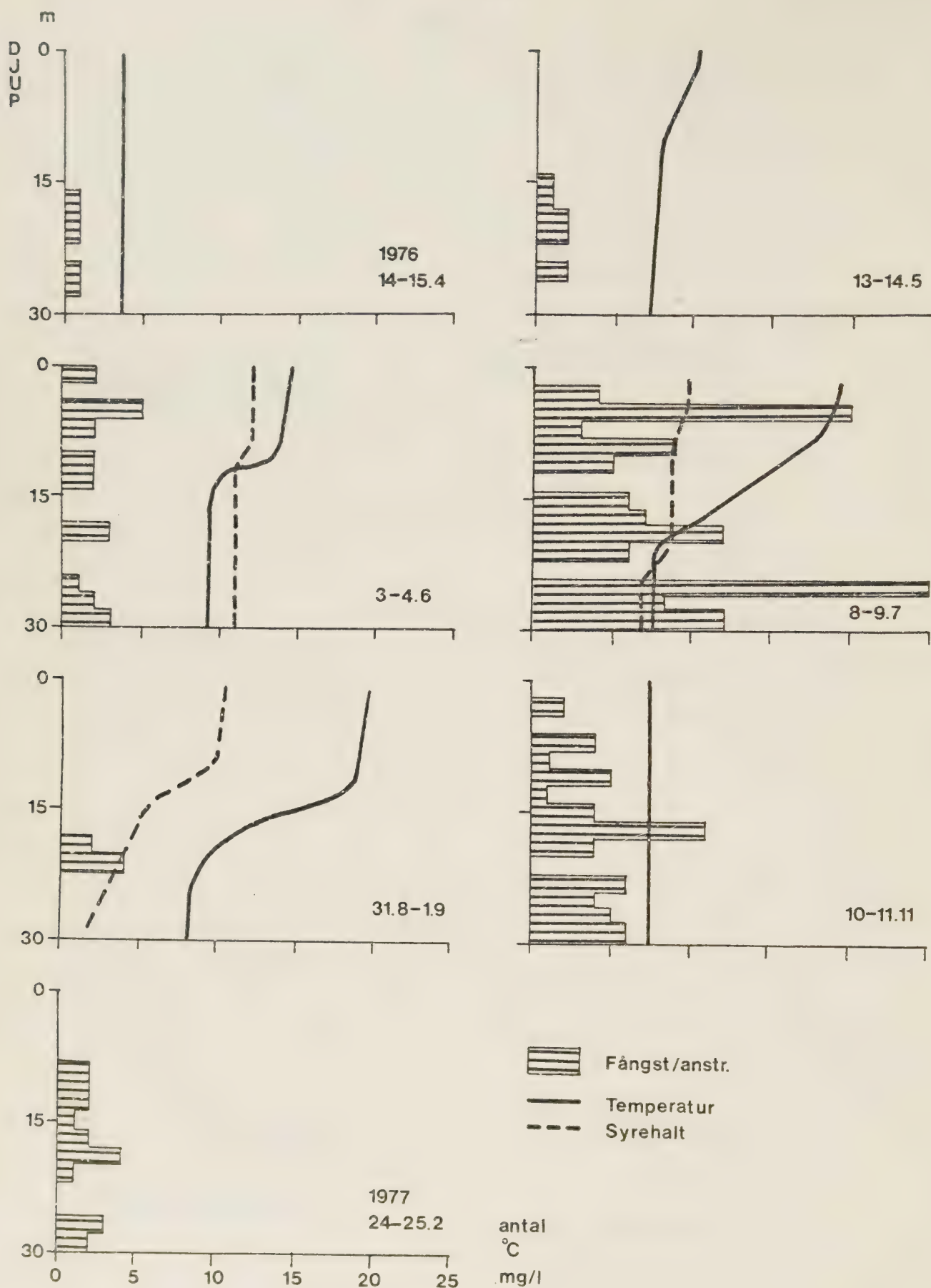
6.2.2__Ivösjön

I Ivösjön förekommer det största djupet (50 m) och det kallaste hypolimnionvattnet (8 °C) i centrala bassängen. Vid det bentiska fisket sommaren 1973 fångades siklöjor enbart under språngskiktet (Fig 26). Fångsten var störst närmast språngskiktet (25 m) och minskade med ökat djup. Även vid det pelagiska fisket var fångsten störst omedelbart under språngskiktet, men fångster gjordes även i och ovanför detta skikt (Fig 26). Såväl syre- som temperaturförhållandena var desamma i hela hypolimnion och kan inte ha påverkat fördelningen inom detta skikt.

Västra Ivösjön är grundare (25 m) och har ett hypolimnion med ringa vertikal utbredning och med något högre temperatur (11 °C) än centrala sjön (Fig 26). Syrehalten i hypolimnion var sommaren 1973 mycket låg (0.8 mg/l). Trots detta var emellertid fångsten vid såväl det bentiska som det pelagiska fisket



Figur 26. Benthisk och pelagisk fångst av siklöja på olika djup samt temperatur- och syreprofiler från centrala och västra Ivösjön juli och augusti 1973. Ofyllda staplar markerar fiske utan fångst. 100 % motsvarar 9, 383, 8 och 245 siklöjor i delfigur A, B, C resp D. I diagram A och C utgör varje stapel medelvärde av 2 fisker.



Figur 27. Pelagisk fångst under 1 dygn av siklöja på olika djup i norra Ivösjön i april, maj, juni, juli, augusti/september och november 1976 och februari 1977 (under is) i ett 4 m brett och 30 m högt nät av heldragen, ofärgad nylon med maskstorlekarna 16,25 och 18,75 mm, samt syre- och temperaturprofiler vid samma tillfällen. Fångsten under olika perioder av dygnet återges i Fig 19.

störst i hypolimnion, men fångsterna var betydande även i metalimnion. I epilimnion förekom enstaka fiskar pelagiskt, men inga fångster gjordes i de bentiska näten.

I samband med dygnsstudierna av sikløjans vertikalvandring i norra Ivösjön framkom, att vid förekomsten i juli av ett mycket tunt (6 m) epilimnion (19,5 °C) fångades sikløjor i hela vattenmassan (Fig 27). I slutet av augusti, när epilimnion var 12 m mäktigt och yttemperaturen 19,5 °C, förekom sikløjorna enbart i hypolimnion. Sikløjorna fanns då aldrig i vatten varmare än 10 °C. Den epilimniska förekomsten i juli berodde på en uppvandring från hypolimnion under eftermiddagen (Fig 20).

6.2.3 Fegen

I Fegen fiskades under sommaren 1975 enbart med bentiska nät (Fig 28). I nordöstra Fegen förekom ett väl utbildat hypolimnion med en temperatur på 6 °C. I södra och nordvästra Fegen var hypolimnions vertikala utbredning liten och temperaturen var högre (8-10 °C). Inga fångster erhöles i de epilimniskt placerade näten. Fångsterna i metalimnion var små, jämfört med fångsterna i hypolimnion. Sikløjans fördelning inom hypolimnion kan endast studeras i nordöstra Fegen och liksom i Ivösjön var fångsterna störst i hypolimnions övre del.

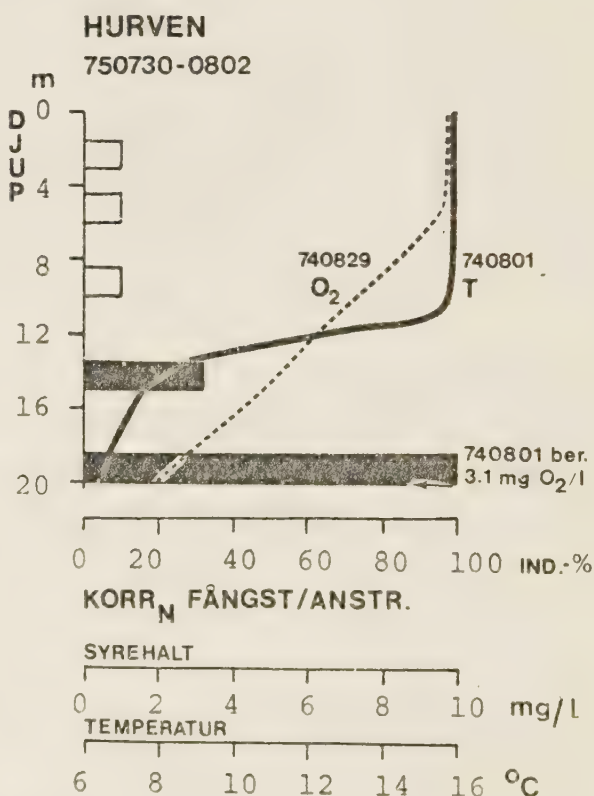
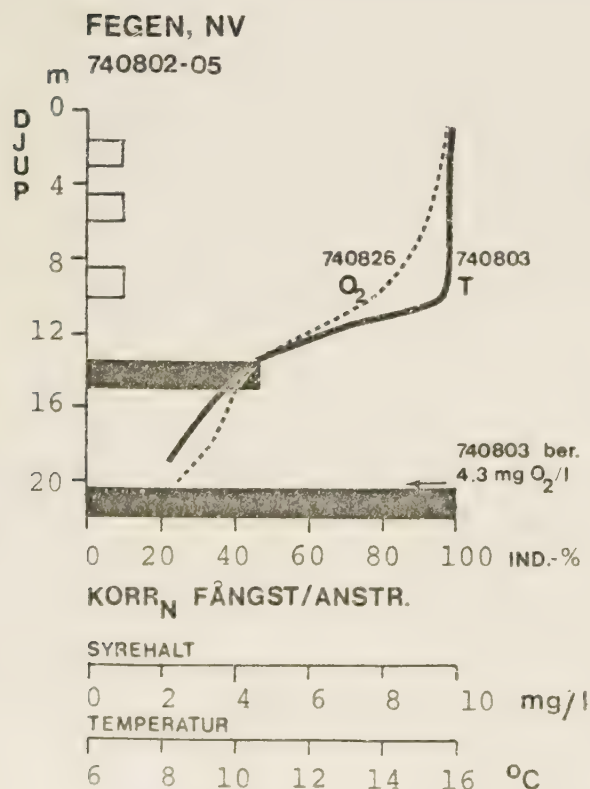
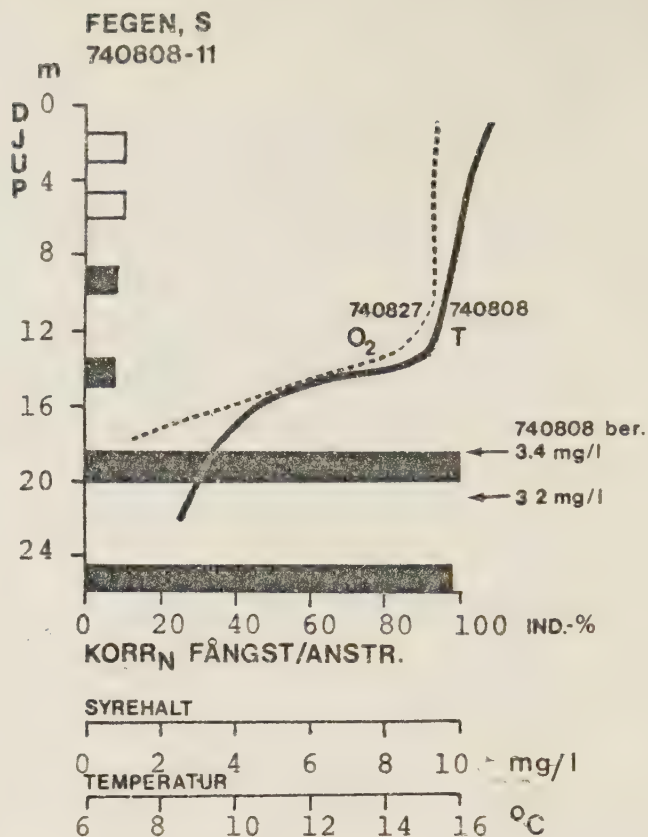
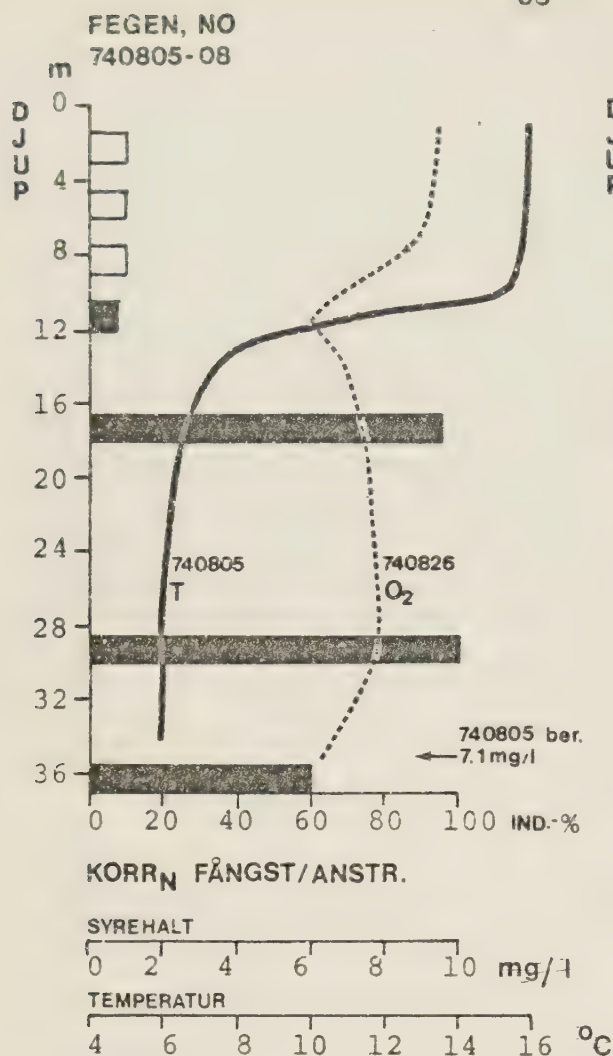
I samtliga bassänger föredrog siklöjan det kallare vattnet.

6.2.4 Hurven

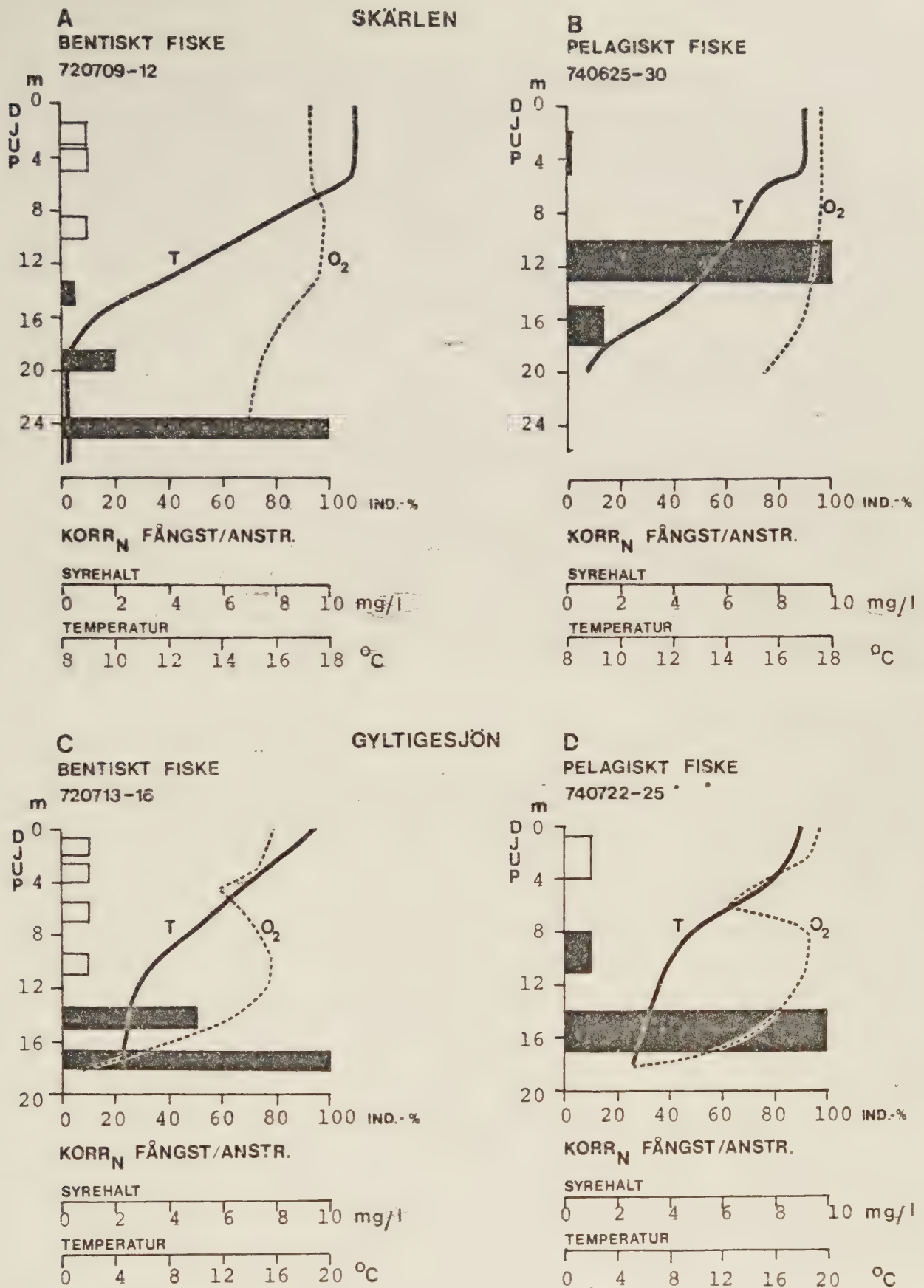
Fiske utfördes enbart med bentiska nät. Hypolimnions vertikala utbredning var liten och den lägsta uppmätta temperaturen var 6,5 °C (Fig 28). Fångster av siklöja erhöles enbart i meta- och hypolimnion. Fångsterna i hypolimnion var störst.

6.2.5 Skärilen

Det bentiska fisket ägde rum i juli 1972 i sjöns västra bassäng och det pelagiska fisket i juni 1974 i den centrala bassängen. I den västra bassängen förekom ett relativt välutbildat hypo-



Figur 28. Bentisk fångst av siklöja under 1 dygn samt temperatur och syrehalt på olika djup i nordöstra, södra och nordvästra Fegen samt i Hurven i augusti 1974 resp juli/augusti 1975. De med pilar markerade syrehalterna är beräknade genom linjär interpolering. Varje stapel utgör medelvärdet av 3 fisken. Ofyllda staplar anger fiske utan fångst. 100 % motsvarar i Fegen resp Hurven 25, 39, 19 och 31 siklöjor.



Figur 29. Bentisk och pelagisk fångst av siklöja under 1 dygn samt temperatur och syrehalt i SkärLEN och Gyltigesjön i juli 1972 och juni och juli 1974. Tre bentiska resp 1 pelagiskt fiske per fångstdjup. Ofyllda staplar anger fisken utan fångst. En fångst av 100 % motsvarar 26, 103, 6 och 19 siklöjor i delfigur A, B, C resp D.

limnion, medan hypolimnion i den centrala hålan var svagt utbildat (Fig 29). Vid det bentiska fisket fångades inga siklöjor i epilimnion. Fångsterna i metalimnion och den allra översta delen av hypolimnion var små, medan störst fångster erhöles i undre hypolimnion. Vid det pelagiska fisket var fångsterna störst i metalimnion, medan antalet fångade siklöjor var lägre i hypolimnion och mycket lågt i epilimnion.

6.2.6 Gyltigesjön

Temperaturförhållandena i Gyltigesjön avvek på flera väsentliga punkter från förhållandena i de övriga sjöarna. Temperaturen sjönk kontinuerligt utmed hela profilen från ytan till botten. Temperaturen vid sedimentytan var mycket låg (5 °C). Vid det bentiska fisket erhöles siklöjor enbart under 11 m djup, medan vid det pelagiska fisket (som gjordes 2 år senare) siklöjor fångades även på nivån 8-11 m. Inga siklöjor erhöles i ytan.

6.3 Diskussion

Fiskars preferenstemperatur i fält understiger oftast den på laboratorium vid maximala födoransoner bestämda optimaltemperaturen. För indianlax (*Oncorhynchus nerka*) är optimal- resp den i fält fastställda preferenstemperaturen 15 resp omkring 10 °C (Brett 1971) och för *Oncorhynchus kisutsch* 20 resp 15 °C (Alderdice 1976, Engel & Magnusson 1976). Orsaken till denna skillnad är att fiskar vid begränsad födotillgång uppsöker temperaturer under den optimala för att maximera födokonversionen (Brett 1971, Javaid & Andersson 1967). Detta är också orsaken till att större fiskar, p g a sitt större födobehov, föredrar en lägre temperatur än mindre fiskar (Barans & Tubb 1973). Detta har i hög grad konstaterats gälla för siklöjan i södra Sverige, vars yngel under dagen befann sig i högre temperatur än de vuxna fiskarna och som under natten, i motsats till de flesta vuxna fiskar, uppsökte epilimnion (Kap 5). Även äldre fiskar föredrog olika temperaturer beroende på storleken (Fig 41). Denna differentiering i preferenstemperatur mellan olika storleksklasser av siklöja beror med all säkerhet på att alla storleksklasser har samma födoval

(Kap 8). Detta hindrar de större sikløjorna från att kompensera sitt större energibehov med att äta större födoorganismer.

Sikløjans är sedan lång tid tillbaka klassificerad som en kallstenoterm art (Trybom 1895, 1899, 1901, Molin 1945, Svärdson 1956, 1966). Sikløjorna i södra Sverige har i praktiskt taget samtliga fall förekommit i det kallast tillgängliga vattnet ända ned till en temperatur av 5 °C (Tab 10). I de fall då en högre temperatur än den lägsta tillgängliga föredragits, har en sänkning av preferenstemperaturen ägt rum under stagnationsperiodens lopp (Fig 20). Sommaren 1974 fångades i södra Bolmen fler sikløjor i epilimnion (16 °C) än i hypolimnion (13 °C). Hypolimnionvolymen var emellertid vid detta tillfälle mycket liten, vilket i kombination med den relativt låga epilimniontemperaturen kan förklara den ovanliga vertikalfördelningen.

<u>A. Egna undersökningar</u>	pref.temp.	lägsta tillgängl.temp.
Bolmen 1970	10	10
Ivösjön	8	8
Fegen	6	6
Hurven	6	6
Skärilen	8, 12-14	8
Gyltigesjön	5	5
 <u>B. Andra undersökningar</u>		
Westin	6-11	5,5
Northcote & Rundberg 1970	10-15	6
Almer & Larsson 1974	~15, ~10, 8-10	8
Walczak 1953	10	10
	9-13, 12-7	7
Dembinski	7	7

Tabell 10. Sikløjans preferenstemperatur i vissa sjöar. Värdena i Tab 10 A är hämtade från Fig 23, 25, 27 och 28.

Sikløjans (*C. albula sardinella*) preferenstemperatur i näringsrika, ryska reservoarer är 15-16 °C (Pokrovski 1961), vilket sannolikt är mycket nära artens optimaltemperatur vid överskott på föda. Den övre gränsen för det av siklöjan i södra Sverige utnyttjade temperaturintervallet är omkring 18 °C, vilket väl överensstämmer med resultaten från undersökningar i andra områden (Walczak 1953, Pokrovski 1961, Northcote & Rundberg 1970, Almer 1972, Almer & Larsson 1974). I dessa sjöar har siklöjan alltid haft möjlighet att återvända till kallare vatten. Sikløjans förekomst i Vombsjön in på 1960-talet (K. Nilsson, muntl. medd.) visar, att arten även under längre perioder kan leva i temperaturer på upp till 19 °C. Vombsjön är sommartid ej permanent skiktad och mätningar har visat, att 19 °C under perioder på flera veckor är den lägsta temperaturen i sjön (Gelin opubl.). Vid en ytterligare temperaturhöjning uppnås snabbt letaltemperaturen, vilken för *Coregonus albula* är 24 °C och för *C. albula m. Ladoga* 23 °C (Eichler 1940, EIFAC 1969).

I Ukraina och Ural förekommer siklöja i oskiktade dammar, vars temperatur överstiger 20 °C (Bardach et al 1972, Dryagin 1939 citerad av Fry 1955, Nikolskii 1961). Detta tyder på, att underarten *C. albula sardinella* kan vara mer värmeterolerant än nominatformen (jmf även Pokrovski 1961).

7. SYREKRAV

7.1 Inledning

Syre utgör i första hand en s k begränsande faktor genom att i bristsituationer begränsa aktiviteten (Fry 1971). Denna verkan kan för kallstenoterma fiskarter inträda redan vid höga syrehalter. Öring uppnår vid 15 °C sitt maximala "aktivitetsutrymme" (scope for activity) vid syremättnadsvärden något över 100 % (op. cit.). Syrehalter därunder innebär en begränsning av metabolism och tillväxt. Vid låga syrehalter, vars absolutvärde bestäms av rådande temperatur och koldioxidhalt, blir syret en letal faktor. Fiskars reaktion på låga syrehalter har under laboratorieförhållanden varit föremål för ett mycket stort antal undersökningar (se sammanställning av Doudoroff & Shumway 1970). Resultaten är i många avseenden motsägelsefulla, men det tycks klarlagt, att fiskar har förmåga att undvika zoner med mycket låga syrehalter. Mekanismen för denna undvikande-reaktion är dock inte känd (op. cit.).

För att utröna sikløjans krav på tillgång på syre, har dess förekomst i zoner med låga syrehalter studerats. Sikløjans förmåga att vistas i områden med låga syrehalter är av stor betydelse för förekomsten i skiktade meso- och eutrofa sjöar, i vilka siklöjan under sommarstagnationen ej kan vistas i epilimnion p g a dess höga temperatur.

7.2 Resultat

I flera av de undersökta sjöarna har syrehalterna i bottenvatt-net under sommarstagnationen varit låga (Tab 11). Vid samtliga provfischen utom det i västra Ivösjön har de största fångsterna erhållits på den djupast belägna fiskelokalen även då syrehalterna varit 2-3 mg/l. I Gyltigesjön, Hurven och Fegen var fångsterna på största djupet mer än dubbelt så stora som på närmast ovanför belägna fiskedjup med högre syrehalter (Fig 28, 29). I västra Ivösjön däremot var fångsten i metalimnion, med en syrehalt på omkring 2 mg/l, praktiskt taget lika stor som i hypolimnion, där syrehalten var omkring 1 mg/l.

I norra Ivösjön fångades i juli 1976 stora mängder siklöjor ända ned till 30 m djup (syrehalt 6,7 mg/l). I augusti/sep-tember var fångsten betydligt lägre och begränsad till områden med syrehalter mellan 3 och 4 mg/l (Fig 27). Samtidiga ekolodningar visade fler ekon i nedre hypolimnion i månads-skiftet augusti/september än i juli (Hamrin et al. 1977). De visade också, att enstaka fiskar förekom vid så låga syrehalter som 1,3 mg/l. Yngel förekom i stora mängder vid en lägsta syrehalt av 5 mg/l.

	syrehalt mg/l	temperatur °C
Gyltigesjön	0.4-3.0	4.2
Ivösjön, SV.	0.8-1.3	11.0-12.0
Ivösjön, N.	3.3-4.0	8.6-10.6
Hurven	3.1-3.9	6.4- 6.8
Fegen, S.	3.2-3.4	8.8- 9.4
Fegen, NV	<4.3	9.6-10.1

Tabell 11. Syrehalt och temperatur i de av siklöjan prefe-
rerade vattenskikten i de undersökta sjöarna med
syrehalter i hypolimnion under 5 mg/l. Värdena
är hämtade från Fig 26-29.

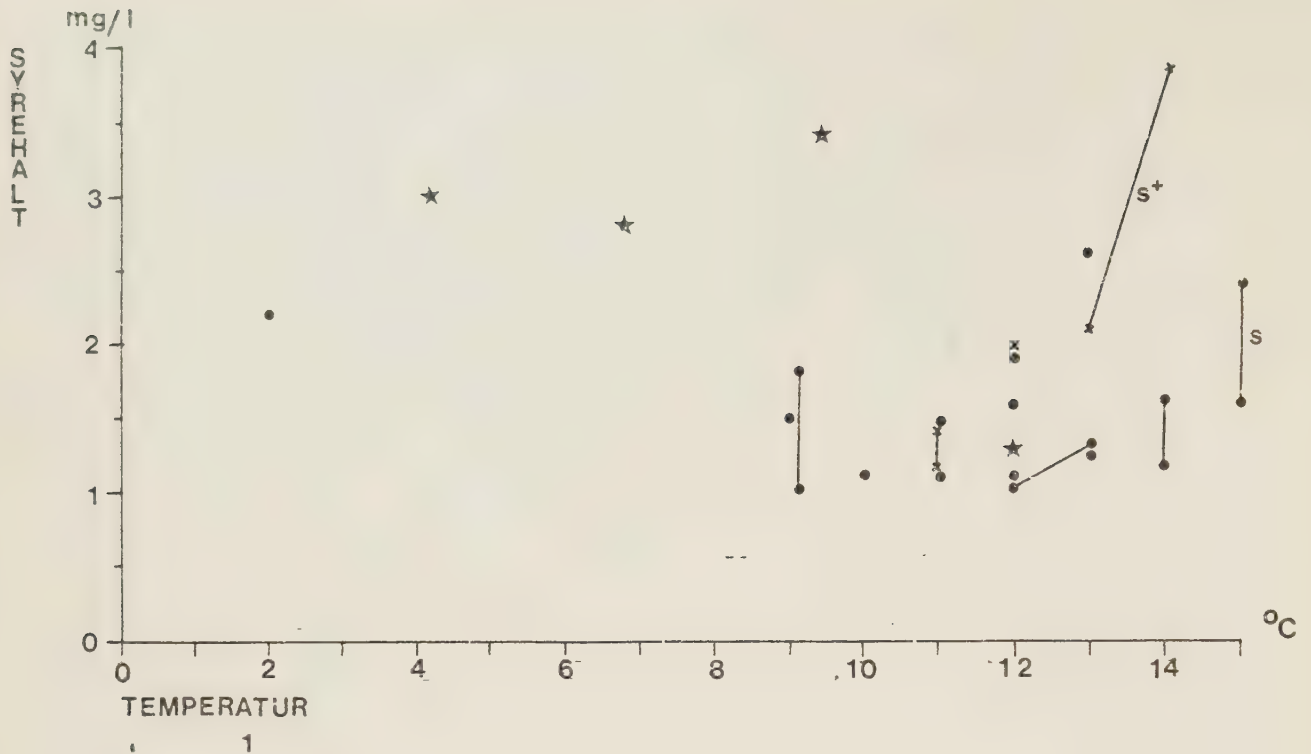
7.3 Diskussion

Kännedomen om fiskars syretolerans har huvudsakligen erhållits genom laboratoriestudier. De flesta undersökningar har gällt laxartade fiskar, men mycket lite är känt om siklöjans syrekrav. Letalvärdena för olika laxartade fiskar varierar i allmänhet mellan 1 och 2 mg/l (Fig 30). Mindre fiskar är känsligare än större fiskar av samma art (Doudoroff & Shumway 1970). Fiskar kan acklimatiseras till låga syrehalter genom att under längre perioder vistas i låga halter. För kallsteno-terma arter kan under sommarstagnationen en successiv acklima-tisering till lägre syrehalter äga rum. Härvid kan letalvärdet halveras jämfört med det värde som erhålls vid undersökningar

då fisken acklimatiserats vid 100 % syremättnad (op. cit.).

Letalvärdena för siklöja - indikerade med s i Fig 30 - gäller dels 2,5 månader gamla yngel (1,6 - 2,4 mg/l), dels vuxna fiskar vägande mellan 180 och 310 g (2,1 - 3,8 mg/l) och utgör medelvärden för flera sjöar (Strelsova et al. 1964). Dessa värden är höga jämfört med övriga resultat och har ifrågasatts (Doudoroff & Shumway 1970). Syrehalterna i de av de sydsvenska sikløjorna prefererade biotoperna låg också i flera fall lägre än dessa värden. De lägsta syrehalterna i vattenskikt med siklöja var i nivå med motsvarande värden från norra Tyskland. Siklöja förekom där i syrehalter mellan 0,6 och 1,4 mg/l (Walczak 1953, Schärfe 1951). Vid temperaturer mellan 17 och 18 °C har emellertid hög dödlighet hos siklöja konstaterats vid syrehalter mellan 0,8 och 1,3 mg/l (Eichler 1940). Siklöjan i västra Ivösjön måste således ha befunnit sig i ett område med syrehalter som var på gränsen till letala. Den stora andelen sikløjor i metalimnion i västra Ivösjön torde därför ha berott på en uppvandring orsakad av de låga syrehalterna (Fig 26). En liknande uppvandring ägde rum i norra Ivösjön under slutet av sommarstagnationen 1976 (Fig 27), samtidigt som en betydande inaktivering av fiskarna ägde rum.

När syrehalten i hypolimnion blir letal, tvingas siklöjan upp i epilimnion. Observationer vid dylika tillfällen i ytan vid subletala temperaturer av bedövade sikløjor, vilka senare repat sig, visar att flyktreaktionen vid låga syrehalter helt kan utebli. Om epilimniontemperaturen vid sådana tillfällen är letal dör sikløjorna. Letala epilimniontemperaturer har alltid förelegat då fiskdöd inträffat hos siklöja, såväl hos *Coregonus albula* som hos *Coregonus artedii* (Eichler 1940 resp. Birge & Juday 1911, Cahn 1927, Colby & Brooke 1969). Den direkta dödsorsaken torde i dessa fall vara alltför höga temperaturer. Detta framgår av, att de större fiskarna dött först. Detta sker när höga temperaturer är dödsorsaken, medan däremot alltför låga syrehalter först dödar de minsta exemplaren (Doudoroff & Shumway 1970).



- 2,5-12 månader eller <11 cm
- * >12 månader eller >11 cm
- s siklöja
- ★ Egna värden (ej letala)

Figur 30. Letalvärden (LD-50) beträffande syrehalt för laxfis-
kar (Doudoroff & Shumway 1970) samt egna resultat be-
träffande låga syrehalter, vilka tolererats av huvud-
delen av olika siklöjpopulationer (se texten). Letal-
värden för siklöja (s) markerade med + härrör från
Strelsova et al. (1964).

Sikløjans kvarstannande i hypolimnion även då syrehalterna minskat till omkring 3 mg/l visar, att temperaturen är en för sikløjans väsentligare faktor ända ned till den gräns, då syrehalten blir letal. Sikløjans kompenserar de låga syrehalterna med en lägre aktivitet. De i norra Ivösjön vid låga syrehalter fångade sikløjorna hade praktiskt taget tomma magar (Hamrin et al. 1978).

8. FÖDOVAL

8.1 Inledning

Maganalyser har utförts på siklöja från Bolmen, Ivösjön, Skärilen och Gyltigesjön. Resultaten är uppdelade med avseende på fiskstorlek, fångstdjup och tidpunkt under dagen och året. Vid jämförelser mellan sikløjans födoval i olika sjöar under sommarperioden redovisas enbart maginnehållet hos siklöjor fångade i hypolimnion. Övriga fångster har betraktats som icke representativa för populationens huvuddel (jmf Kap 6). Avsikten med presentationen är att belysa variationerna i sikløjans födoval med avseende på sjötyp, djup och tidpunkt.

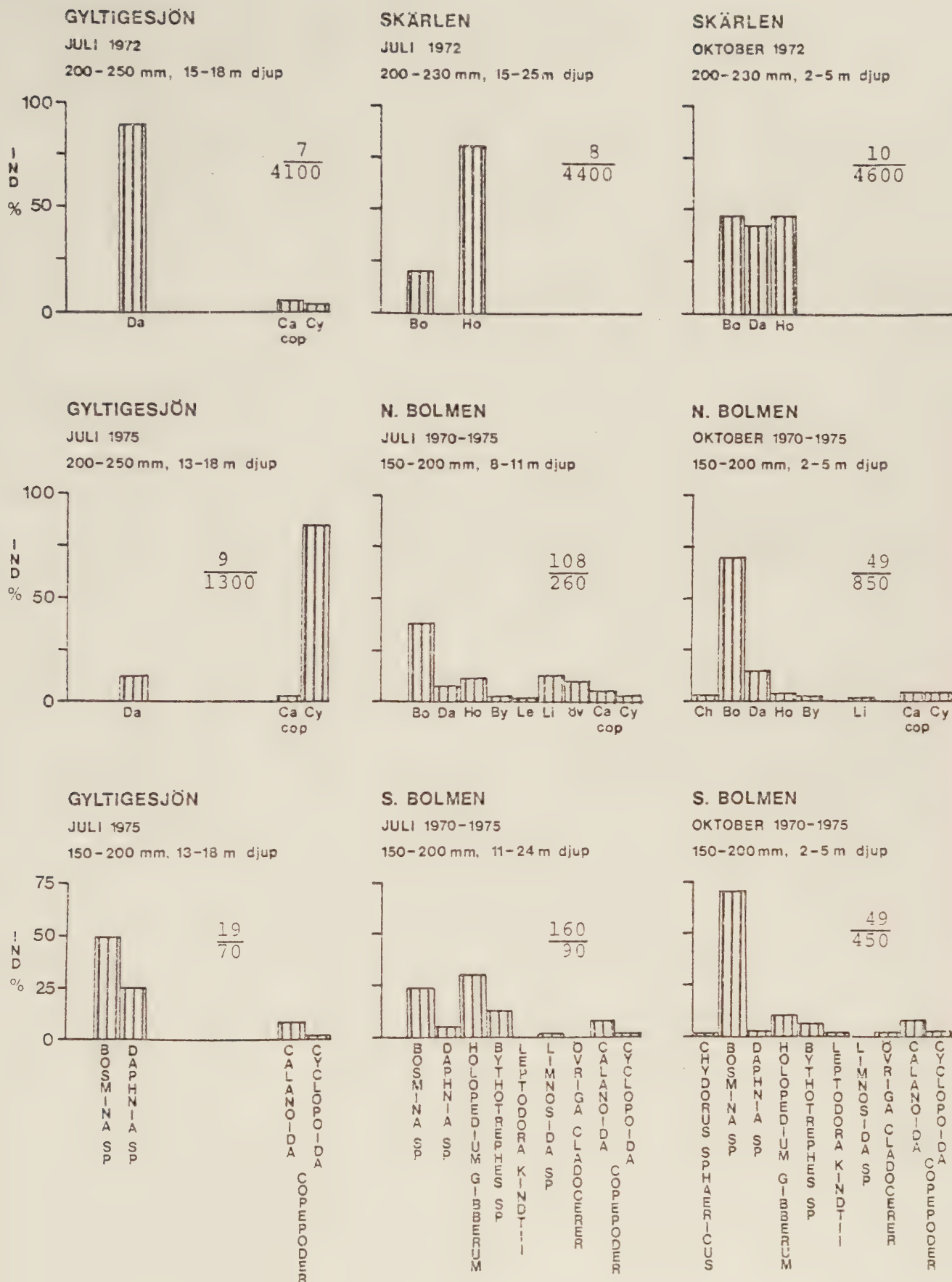
8.2 Resultat

8.2.1 Födovalets variation mellan olika sjöar

I Gyltigesjön undersöktes födovalet hos siklöjor fångade under sommarperioden (Fig 31). Födan hos siklöjor över 200 mm längd bestod vid provtagningen 1972 till 90 % av daphnier (huvudsakligen *Daphnia longispina*) medan resten utgjordes av copepoder (mest *Mesocyclops leuckarti*). Vid provtagning 1975 var artsammansättningen densamma men relationerna de omvända. De nämnda zooplankterna förekom även i magsäcken hos siklöjor under 200 mm längd. Dominerande art hos dessa var emellertid *Bosmina coregoni*, som utgjorde 50 % av antalet födoorganismer.

I Skärilen, där enbart vuxna siklöjor fångades, innehöll magsäckarna vid sommarprovtagningen huvudsakligen *Holopedium gibberum* (80 %), medan i oktober *Holopedium gibberum*, *Bosmina coregoni* och *Daphnia cristata* utgjorde 30 % av föda (Fig 31).

I Bolmens båda delar var antalet arter i sikløjornas magsäckar betydligt större än i de övriga sjöarna, delvis beroende på det större undersökningsmaterialet (Fig 31). Dominerande art i norra Bolmen under såväl sommar som höst var *Bosmina coregoni* (40 resp 70 %). *Holopedium gibberum*, *Limnosida frontosa* och *Daphnia cristata* utgjorde vardera mellan 10 och 15 % av antalet födoorganismer under sommar och höst. I södra Bolmen utgjorde under sommaren *Holopedium gibberum* och *Bosmina coregoni* var-



Figur 31. Födans sammansättning hos siklöja i Gyltigesjön, Skärlen, södra Bolmen och norra Bolmen under juli och oktober på det av siklöjan prefererade djupet. Siffrorna i figurernas högre del anger antalet analyserade siklöjmagar (över strecket) och antalet födoorganismer per mage.

dera omkring 25 % och *Bythotrephes cederstroemi* 15 % av födan medan under hösten *Bosmina coregoni* ensam svarade för 70 %.

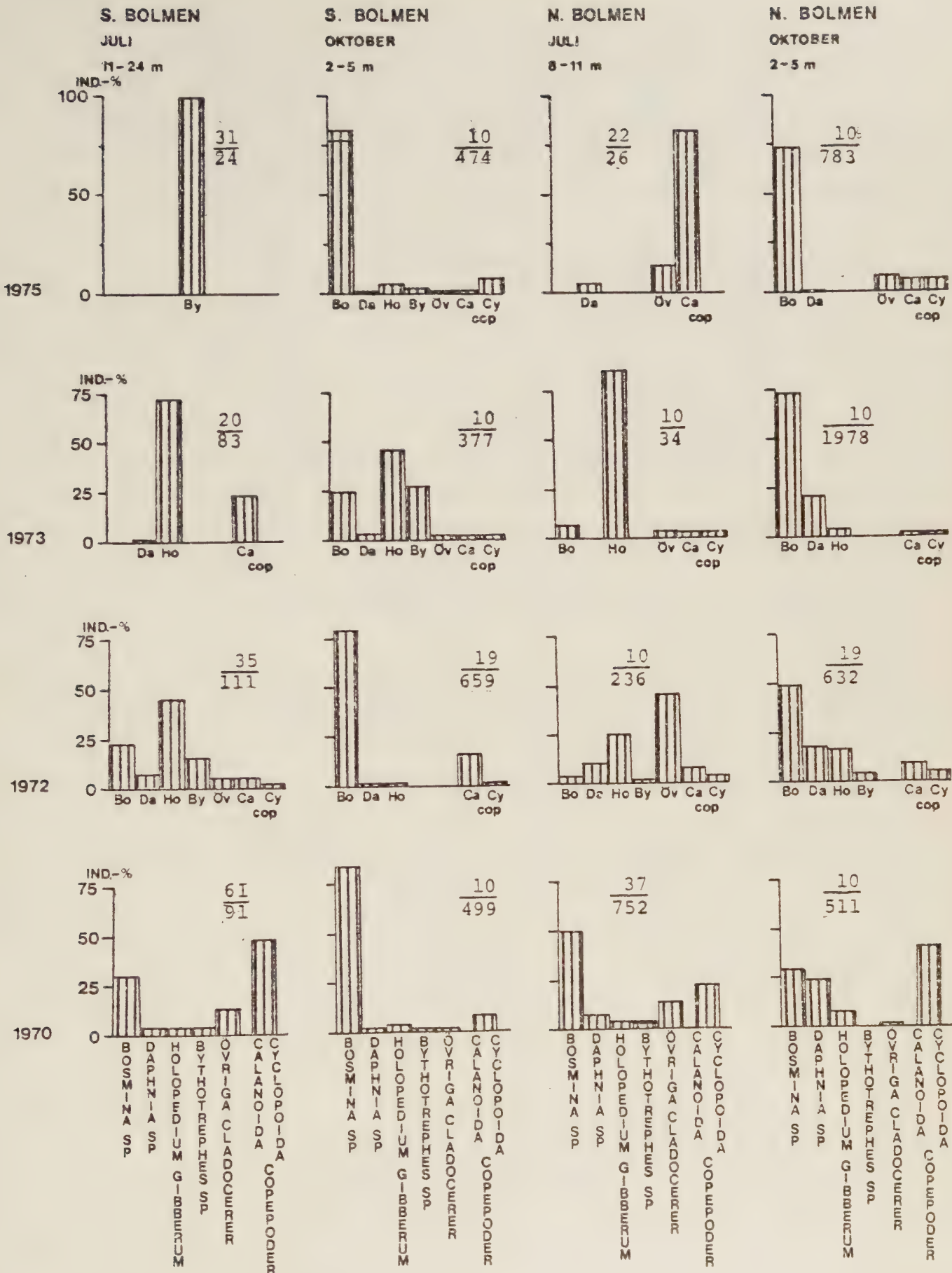
Födovallet hos siklöjan i norra Ivösjön vid provtagningen i juli utgjordes till 45 % av *Bosmina coregoni*, till 30 % av *Diaptomus*-arter och till 20 % av *Daphnia cristata*. Vid provtagningen i november dominerades födovallet fullständigt av *Diaptomus*-arter (Fig 33).

Mängden föda i siklöjans magsäck varierade kraftigt mellan de undersökta sjöarna. I Gyltigesjön förekom mellan 1.000 och 5.000 zooplankter per siklöjmage hos de större siklöjorna, medan de mindre siklöjornas magsäckar var praktiskt taget tomma. Även i Skärilen var magsäckarna mycket välfyllda under såväl sommar som höst (omkring 5.000 zooplankter/mage). I Bolmen och Ivösjön var däremot siklöjornas magsäckar mindre väl fyllda. Antalet födoorganismer var i södra Bolmen i juli omkring 100 och i oktober omkring 450 per fisk. Motsvarande värden för norra Bolmens siklöja var dubbelt så höga. Samma mängd födoorganismer som hos norra Bolmens siklöja förekom hos norra Ivösjöns siklöja, men med de högsta värdena under juli. Mot slutet av stagnationsperioden (augusti/september) var magsäckarna hos denna population praktiskt taget tomma.

Utöver zooplankter har i magsäckarna hos ett fåtal siklöjor påträffats chironomidlarver. Dessa fiskar synes ha specialiserat sig på detta födoobjekt, då antalet zooplankter samtidigt varit ringa. Mycket anmärkningsvärd är förekomsten av nors i magsäckarna hos 2 av de 6 i norra Ivösjön i månads-skiftet augusti/september fångade siklöjorna (Fig 33).

8.2.2 Födovallets variation mellan skilda år

Födovallet hos Bolmens siklöja under oktober månad åren 1970 till 1975 var mycket likartat med *Bosmina coregoni* som dominerande art vid 7 och *Holopedium gibberum* vid 1 provtagning (Fig 32). Under sommaren var variationen i födovallets sammansättning betydligt större (Fig 32). Under somrar med stark skiktning (1973, 1975) var såväl antalet arter som individer av zooplankter lågt i magsäckarna. I sjön sparsamt



Figur 32. Födans sammansättning under olika år hos siklöja i södra och norra Bolmen i juli och oktober. Siffrorna i figurernas högra del anger antalet analyserade siklöjmagar (över strecket) och antalet födoorganismer per mage.

förekommande släkten som *Holopedium*, *Leptodora* och *Bythotrephes* (Tab 12) dominerade som föda (Fig 32). Under blåsigare och svalare somrar (1970, 1972) utgjorde dessa släkten en liten andel av födan. I stället dominerades födovallet då av släkten med högre abundans i sjön såsom *Bosmina*. Födovallet dessa somrar liknade därvid i stor utsträckning födovallet under hösten.

8.2.3 Födovallets variation under året

I Bolmen och Skärilen dominerades sikløjans födoval under juli av cladocererna *Holopedium gibberum*, *Bosmina coregoni* och *Bythotrephes cederströmi* (31). Under oktober var *Bosmina coregoni* dominerande födoobjekt och utgjorde 70 % av föda i Bolmen och drygt 30 % i Skärilen. Under sommaren var antalet organismer i magsäckarna litet men antalet arter stort. Andelen stora cladocerer som *Holopedium gibberum*, *Bythotrephes cederströmi* och *Leptodora kindtii* var betydligt högre än under hösten, då magsäckarna var mera välfyllda och *Bosmina coregoni* det vanligaste födoobjektet i 75 % av proven.

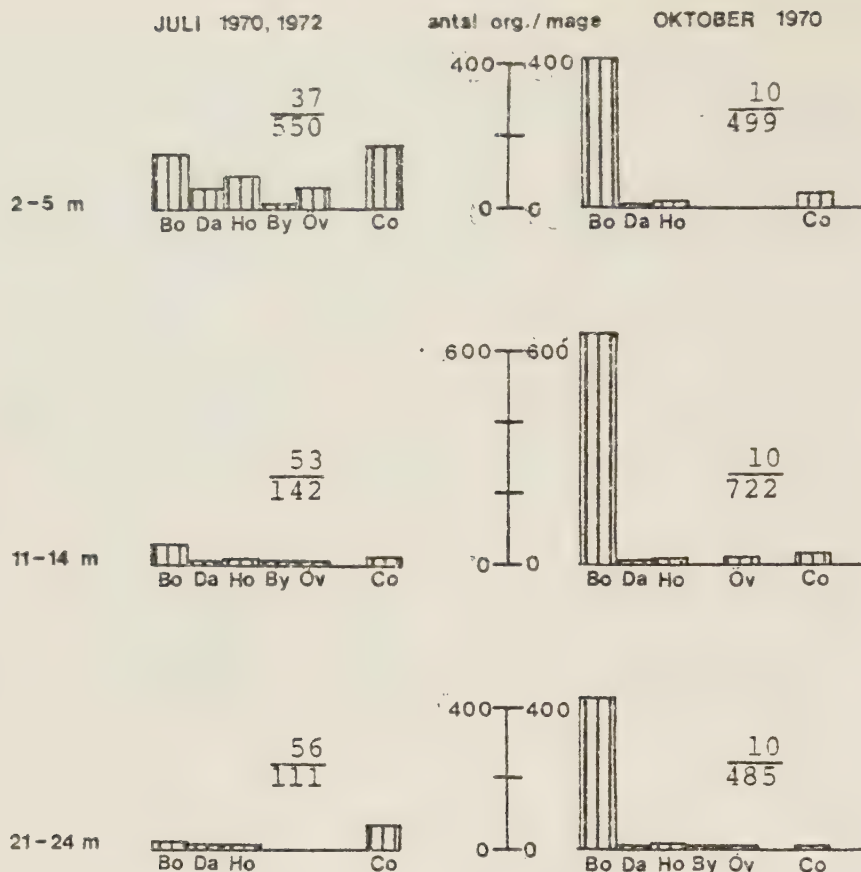
Födovallet hos norra Ivösjöns siklöja undersöktes vid 5-7 tillfällen per dygn under 6 olika dygn mellan april och november 1976. Det sammanlagda födovallet för vart och ett av dygnen redovisas i Fig 32. Födovallet uppdelat på siklöjor fångade på skilda djup och vid olika tidpunkter under dygnet redovisas från juli och november, då fångsten var stor nog att göra denna uppdelning meningsfull (Fig 35).

Den enda zooplanktonart som förekom i magsäckarna hos norra Ivösjöns siklöja vid samtliga tillfällen var *Bosmina coregoni*. Den utgjorde vid provtagningstillfället i maj 90 %, i juni 30 % och i juli 50 % av antalet födoorganismer. I november dominerades födovallet till 80 % av *Diaptomus*-arter, medan i april *Bosmina coregoni*, *Mesocyclops* sp och *Diaptomus* sp utgjorde vardera 30 % av antalet födoorganismer. Liksom i Skärilen och Bolmen var cladocererna vanligast i magsäckarna under sommaren. Förutom *Bosmina coregoni* åt siklöjan då *Daphnia longispina*, *D. longiremis*, *D. cucullata* och *D. cristata* liksom *Bythotrephes longimanus* och *Leptodora kindtii*.

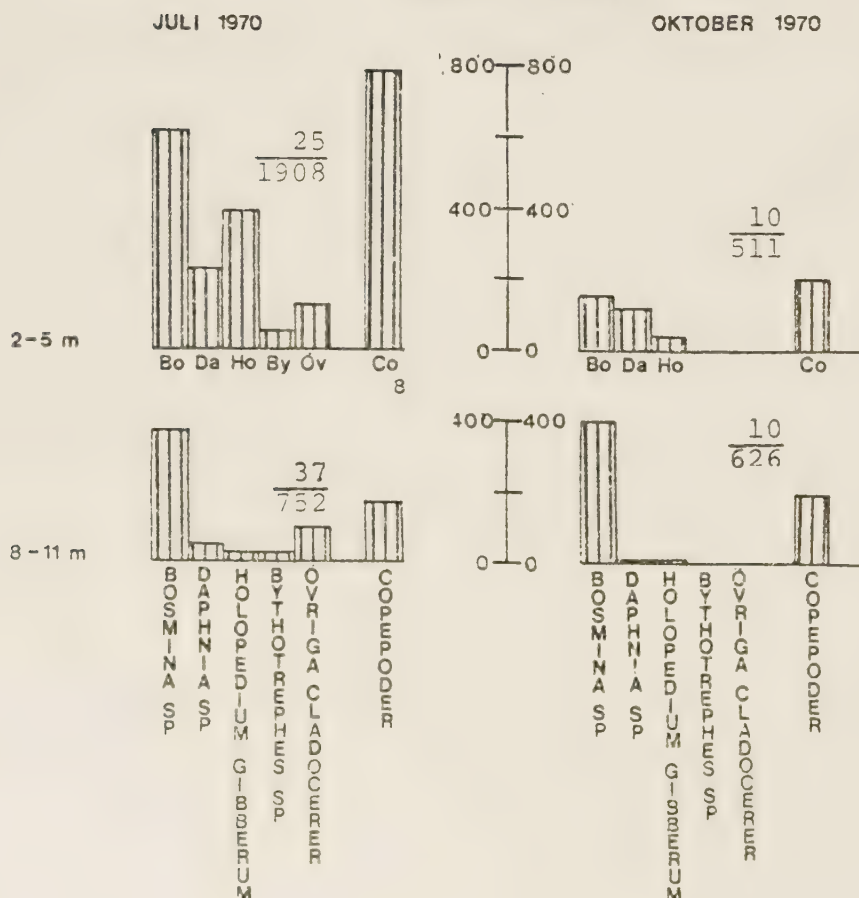


Figur 33. Födans sammansättning hos siklöja i april, maj, juni, juli, augusti/september och november 1976 i norra Ivösjön.

SÖDRA BOLMEN



NORRA BOLMEN



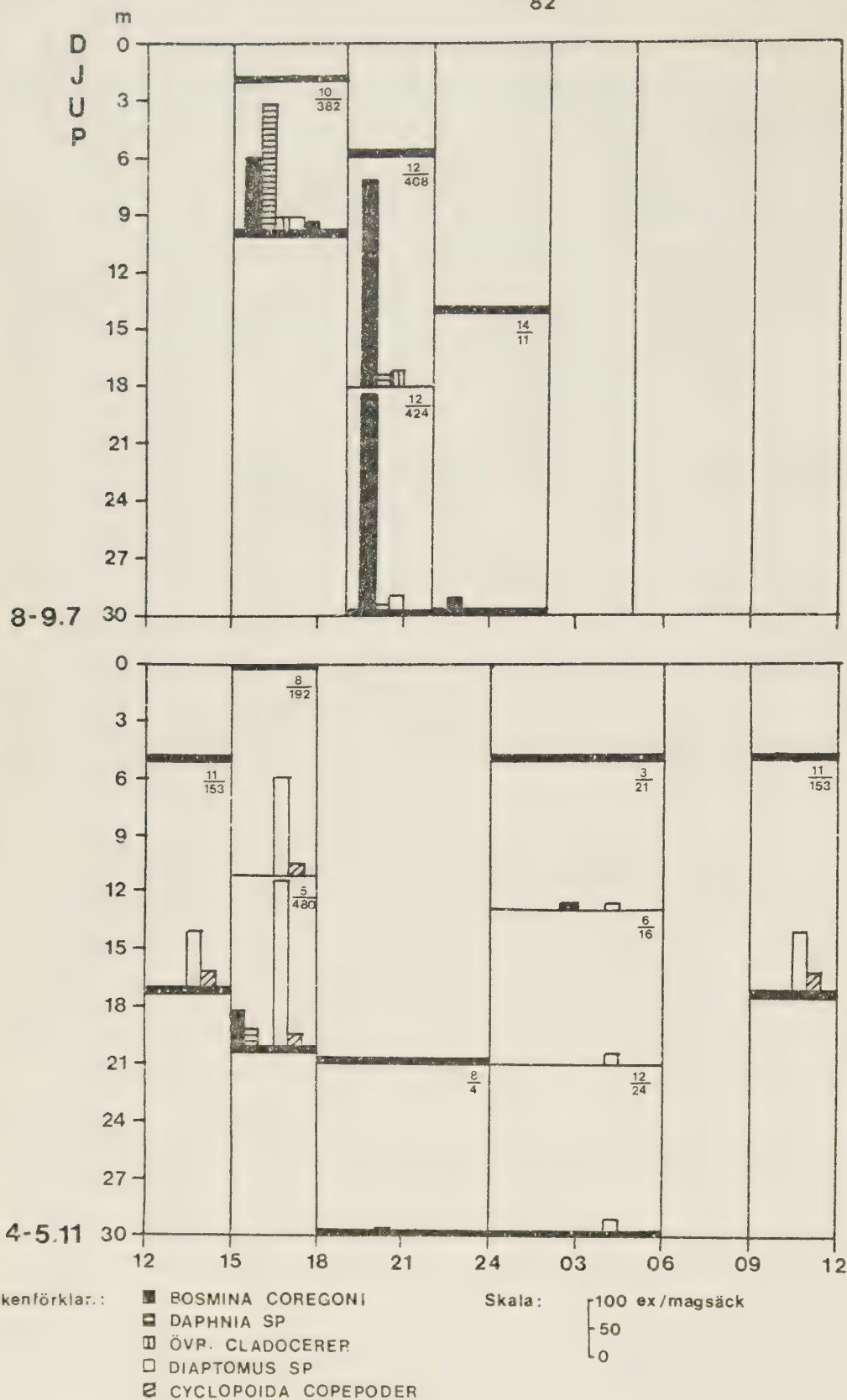
Figur 34. Födans sammansättning hos siklöja på skilda djup i södra och norra Bolmen. Siffrorna över varje figur anger antalet analyserade siklöjmagar (n) och totala antalet födoobjekt per mage.

En tydlig skillnad förelåg mellan mängden zooplankter i magsäcken under olika månader (Fig 33). Vid provtagningen i april var medeltalet födoobjekt i magsäckarna drygt 100, medan i maj och juni motsvarande värde var drygt 1.000. I juli, efter 1 månads skiktning, hade värdet sjunkit till 400 och i månadsskiftet augusti/september till endast 30. Det var vid detta tillfälle, då uppenbar födobrist förelåg, som siklöjan hade ätit nors.

8.2.4 Födovallets variation med djupet och under dygnet

Födovallets artsammansättning hos siklöjan i södra och norra Bolmen var mycket likartad på olika djup under såväl juli som oktober (Fig 34). Däremot varierade mängden föda med djupet. Fångsten utgjordes av siklöjor fångade på nät, vilka varit utlagda under 24 timmar. Sommartid hade siklöjor fångade i epilimnion välfyllda magsäckar, medan siklöjor fångade i meta- och hypolimnion, där den huvudsakliga populationen vistades, innehöll betydligt färre zooplankter. Skillnaden var störst i södra Bolmen, där skiktningen var starkast. Antalet födoorganismer per siklöjmage var där drygt 500 i epilimnion mot drygt 100 på övriga nivåer. Under hösten, då siklöjorna p g a den fullständiga vertikala vattencirkulationen var lika fördelade i hela vattenmassan, var antalet zooplankter i magsäckarna omkring 500 på alla djup.

I norra Ivösjön utfördes maganalyser på alla siklöjor som fångades i samband med studierna av siklöjans dygnsrytmik (jmf Fig 20). Tillräckligt material för att studera födovallets beroende av tidpunkt och djup förelåg endast från provtagningarna i juli och november (Fig 35). Fångstresultaten från juli tyder på, att siklöjan vid detta tillfälle företog vertikala dygnsvandringar upp till ytan under eftermiddagen. Hos ytligt fångade siklöjor dominerades födovallet då av små *Daphnia*-arter. I skymningen sänkte sig siklöjan mot hypolimnion, varvid *Bosmina coregoni* helt dominerade som föda. Under natten intogs ingen föda trots att fångstens storlek tyder på att aktiviteten bibehölls.



Figur 35. Födans sammansättning hos siklöja i norra Ivösjön på olika djup och under olika perioder av dygnet. De tjocka, horisontella linjerna markerar gränserna för sikløjans vertikala utbredning. De små siffrorna i figuren anger antalet fångade och undersökta fiskar (över strecket) och antalet födoorganismer per mage.

Även i november var födoaktiviteten kopplad till rörelseaktiviteten under eftermiddagen och skymningen, varvid *Diaptomus*-arter helt dominerade i födan. Ingen födokonsumtion ägde rum under natten. Eftersom ingen skiktning förelåg, förekom siklöjan i hela vattenmassan.

8.2.5__Selektivitet_vid_födovalet

Ivlevs selektivitetsindex har använts för beräkning av sikløjornas preferens vid valet av zooplankter i Bolmen (Ivlev 1961). Bolmens planktiska krustacé-fauna dominerades av arten *Bosmina coregoni* (Tab 12). Släktet *Daphnia* förekom mera sparsamt. Dominerande art var *D. cristata*. Förekomsten av *D. longispina* var sannolikt t o m lägre än vad Tab 12 visar, då abundansen (0,5 ind/l) till mer än 50 % betingas av ett ovanligt högt värde i juli 1970. Bland övriga förekommande cladocerer kan nämnas *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Leptodora kindtii* och *Bythotrephes cederstroemi*. Bland de calanoida copepoderna dominerade *Eudiaptomus gracilis*, medan *Eurytemora lacustris* och *Heterocope appendiculata* förekom mera sparsamt. Förekommande cyclopoida copepoder var framför allt *Mesocyclops leuckarti* och *M. oithonoides* och i mindre utsträckning *Cyclops lacustris*. Abundansen under olika år under perioden 1966-1977 framgår av Hamrin (1978).

<i>Bosmina coregoni</i>	4,7
<i>Daphnia cristata</i>	0,9
<i>Holopedium gibberum</i>	0,6
<i>Daphnia longispina</i>	0,5
<i>Daphnia galeata</i>	0,3
<i>Chydorus sphaericus</i>	0,2
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0,2
<i>Bosmina longirostris</i>	0,1
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0,1
<i>Limnosida frontosa</i>	0,1
<i>Alona rectangula</i>	< 0,1
<i>Sida crystallina</i>	"
<i>Polyphemus pediculus</i>	"
<i>Leptodora kindtii</i>	"
<i>Bythotrephes cederströmi</i>	"
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	2,9
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	2,2
<i>Mesocyclops oithonoides</i>	1,6
<i>Eurytemora lacustris</i>	0,2
<i>Cyclops lacustris</i>	0,1
<i>Heterocope appendiculata</i>	< 0,1

Tabell 12. Abundansen av cladocerer och copepoder (ind./l.) i södra Bolmen 1970 - 1975 beräknat som medelvärden av 5 provtagningar om vardera 5 l vatten på mellan 0 och 25 m djup i juli och oktober

De högsta selektivitetsindexen med värden omkring +0,5 hade *Holopedium gibberum* och *Bythotrephes cederströmi* (Tab 13). Detta innebar, att andelen av dessa arter var betydligt högre i fiskmagarna än i vattnet. För släktet *Bosmina* som var sikløjans dominerande föda, varierade selektivitetsindexet mellan 0,0 och +0,3. Det relativt låga värdet måste ställas i relation till att indexet aldrig kan bli högt för i sjön dominerande arter p g a dess matematiska konstruktion.

Släktet *Daphnia* hade selektivitetsindex omkring -0,5. I Bolmen gällde detta främst arten *D. cristata*. Den rikliga förekomsten av den större arten *D. longispina* i födan hos Gyltigesjöns sikløjor (Fig 31) visar, att större *Daphnia*-arter kan vara mera eftertraktade.

		sel.-index för siklöjor				zooplankton	
		150 - 200 mm		100 - 130 mm		ind./liter	
		S.	N.	S.	N.	S.	N.
		Bolmen	Bolmen	Bolmen	Bolmen	Bolmen	Bolmen
Bosmina sp.	m	+0,01	+0,15	+0,27	+0,06	4,0	12,7
(främst B.	s	0,60	0,41	0,13	0,25		
coregoni)	n	11	7	3	2		
Daphnia sp.	m	-0,62	-0,51	-0,47	-0,23	2,1	8,1
(främst D.	s	0,28	0,39	0,43	1,05		
cristata	n	8	8	3	2		
Chydorus	m	-0,95	-0,76	-0,63	-0,13	0,1	0,5
sphaericus	s	0,07	0,42	0,53			
	n	2	3	2	1		
Holopedium	m	+0,47	+0,45	+0,35		1,0	1,8
gibberum	s	0,54	0,53	0,22			
	n	10	5	2			
Bythotrephes	m	+0,50	+0,71	-0,15		0	0
cederströmi	s	0,43	0,28	0,33			
	n	13	4	2			
Calanoida	m	-0,41	-0,15	-0,05	-1,00	0,7	1,3
copepoder	s	0,52	0,73				
	n	6	4	1	1		
Cyclopoida	m	-0,83	-0,43	-0,37	-0,64	1,2	3,4
Copepoder	s	0,21	0,45	0,37	0,20		
	n	9	6	3	2		

Tabell 13. Sikløjans födoselektivitet i södra och norra Bolmen i juli och oktober beräknad som selektivitetsindex enligt Ivlev (1961). Då en art saknats i planktonproven har dess abundans angetts till 0,1 ind./l. Medelvärde anges med m, standardavvikelse med s och antalet vid olika tidpunkter beräknade index med n. I högra delen av tabellen anges medelabundansen för zooplankterna vid undersökningstillfällena.

Selektivitetsindex omkring -0,8 förelåg för *Chydorus sphaericus*. Grupperna calanoida resp cyclopoida copepoder hade också negativa selektivitetsindex varierande mellan -0,1 och -1,0. De i Bolmen dominerande copepod-arterna är emellertid små och selektivitetsindexet säger inget om sikløjans preferens för större arter.

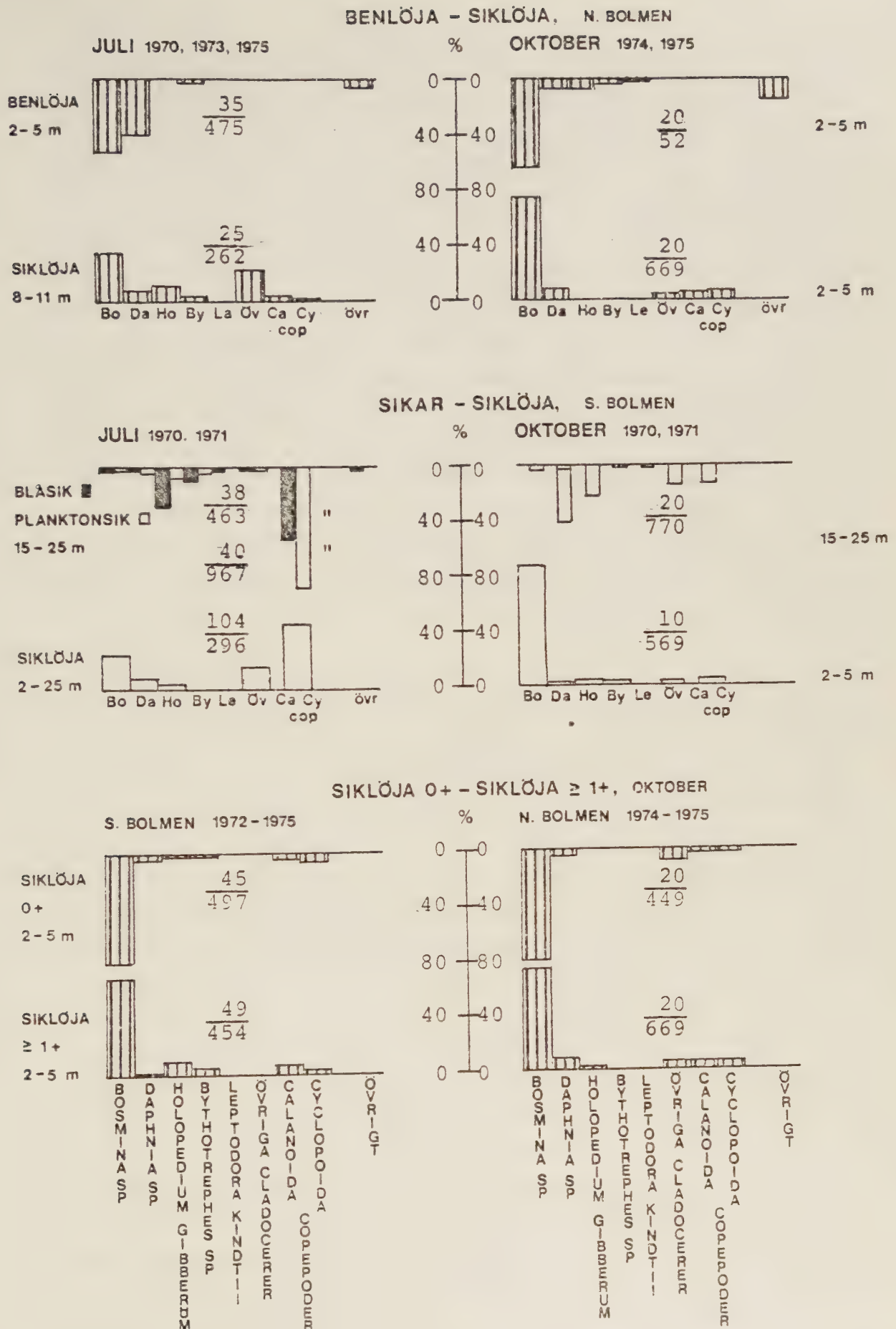
8.2.6 Födovallets beroende av sikløjans storlek

Födovallet i oktober hos åldersklasserna 0+ resp I+ och större (ungefärligt motsvarande längdklasserna 100-120 resp 140-180 mm) hos sikløjor från norra och södra Bolmen var mycket likartat (Fig 36). I södra Bolmen var antalet zooplankter i magsäckarna omkring 500 hos båda storleksklasserna, varvid *Bosmina coregoni* utgjorde omkring 75 % av antalet födoobjekt. Av resterande 25 % var andelen *Holopedium gibberum* och *Bythotrephes cederströmi* dubbelt så hög i magsäckarna från de äldre sikløjorna. I norra Bolmen var antalet födoorganismer i magsäckarna 50 % högre hos de äldre sikløjorna. Dominerande art hos båda åldersklasserna var även här *Bosmina coregoni*. *Daphnia* sp och *Bythotrephes cederströmi* var dubbelt så vanliga i magsäckarna hos de äldre sikløjorna, men var ur kvantitativ synpunkt av liten betydelse.

Selektivitetsindex var likartat för de två undersökta åldersklasserna av sikløjor (Tab 13). De mindre exemplaren hade dock en något starkare preferens för *Daphnia cristata* och en något svagare preferens för stora cladocerer som *Bythotrephes cederströmi*, för vilken art de mindre sikløjorna t o m hade negativa selektivitetsindex.

8.3 Diskussion

Mängden föda i sikløjans magsäck var beroende av vid vilken tidpunkt under dygnet som fisken fångades samt hur länge fisken levde - och därmed evakuerade föda - i näten. Mängd evakuerad föda per tidsenhet är beroende av temperatur och födomängd (Elliott 1972). Evakueringshastigheten har bestämts hos öring (Elliott op. cit). Vid 10 °C evakueras 50 % av födan



Figur 36. Födans sammansättning vid samma tillfälle hos benlöja - siklöja, sikar - siklöja och siklöja åldersklass 0+ - siklöja åldersklass ≥ 1+ i södra och norra Bolmen i juli och augusti 1970-1975. Siffrorna i figurerna anger antalet analyserade siklöjmagar (över linjen) och antalet födoobjekt per mage.

på 4,5 timmar, 75 % på 8,5 timmar och 90 % på 14,5 timmar. Försök till bestämning av sikløjans evakueringshastighet visade, att vid omkring 15 °C hade efter 10 timmar 60 % av födan evakuerats (Hakkari 1978). Då spridningen i resultaten var stor och medelvärdet mycket kraftigt avviker från motsvarande värden för öring (se ovan) och den amerikanska siken *Prosopium williamsoni* (McKone 1971) torde störningar i metabolismen p g a fångstmetoden ha gett alltför lång evakueringstid. Hos *Prosopium* återstod vid 11 °C 20 % av födan efter 4 timmar. Denna, jämfört med andra arter (Persson 1979), mycket snabba evakueringstid stämmer väl överens med den evakueringstid som kan utläsas ur resultaten gällande magsäcksinnehållet vid olika tidpunkter under dygnet hos norra Ivösjöns siklöja (Fig 35). Efter omkring 6 timmar återstod vid 8 °C endast 5 % av antalet födoorganismer. Bestämning av födomängden under dygnet hos siklöjor fångade genom sprängning har visat att 50 % evakuerats efter 1,5 timmar (Enderlein, muntl. medd.).

Maginnehållet hos siklöjor som fångats i nät utlagda från morgon till morgon ger således värden på totala maginnehållet som väsentligt understiger de maximala värdena under dygnet. Ur kvalitativ synpunkt ger maginnehållet huvudsakligen uppgifter om födovalet vid tidpunkten strax före fångsten. Resultaten från studierna av sikløjans rörelse- och födoaktivitet visar, att siklöjan i juli hade en betydande aktivitet i hypolimnion utan att förtära föda, medan aktiviteten i epilimnion var kombinerad med försök. Effekten av detta blir, att maganalyser på fiskar från hypolimnion ger lägre värden på mängden föda än maganalyser på fiskar från epilimnion, utan att detta måste innebära en lägre total födokonsumtion i hypolimnion. Då mängden föda i magsäcken vid fångsten bl a är beroende av temperaturen, försvåras också jämförelser mellan födomängden i sikløjans magsäck i olika sjöar och under olika månader. Då emellertid resultaten från sommarperioden gäller fångster i hypolimnion och höstfiskena skett i oktober, är inte temperaturdifferenserna så stora att jämförelser omöjliggörs.

Den nästan fullständiga dominansen av zooplankter i födan för de sydsvenska sikløjorna överensstämmer med resultaten från tidigare undersökningar sammanfattade i Tab 14 (Trybom 1895, 1899, Thienemann 1933, Westin 1967, Hammar 1968, Vallin 1969, Marciak 1972, Hakkari 1972, 1978, Nilsson 1974). Insekter (framför allt chironomider i olika stadier) har påträffats som föda hos sikløjor på kontinenten endast vid enstaka tillfällen under vinter- och vårperioden (Thienemann 1933, Marciak 1972) och i södra Sverige vid två tillfällen under sommaren (Trybom 1899 resp Nilsson 1974). Även i Finland har enstaka fynd av chironomider i magsäcken hos siklöja gjorts (Hakkari 1978). Ändå ovanligare är förekomsten av fisk som föda för siklöja (Fig 33). Förutom resultaten från norra Ivösjön har Almer (1978) i en samtidig undersökning i en angränsande bassäng i Ivösjön och Hakkari (1978) i en finsk sjö funnit enstaka sikløjor med fisk i magsäcken. I samtliga fall är bytet nors och fynden har gjorts efter en längre tids skiktning.

Dominansen av arten *Bosmina coregoni* som föda för siklöja överensstämmer med resultaten från ett stort antal andra undersökningar (se sammanställning i Tab 14 samt Hakkari 1978). Släktet *Daphnia* är mindre frekvent som föda för de sydsvenska sikløjorna än vad som varit fallet med andra undersökta populationer, vilka emellertid förekommit i sjöar med större dominans av *Daphnia*-arter (Thienemann 1933, Vallin 1969, Nilsson 1974). Sammanställningen i Tab 14 visar, att siklöjan på intet sätt är beroende av kallstenoterma zooplankton-arter för sin fortlevnad, vilket tidigare framförts (Andersson 1964). Där *Limnocalanus macrurus* förekommer, är den dock ofta av betydelse som föda för siklöja speciellt under vinterhalvåret (Vallin 1969, Hakkari 1978), men detta är inte alltid fallet som resultaten från Ivösjön visar. *Holopedium gibberum*, som var vanlig som föda för sikløjorna i Skärilen och Bolmen, har tidigare av Hakkari (1972, 1978) rapporterats vara väsentlig som sikløjföda. *Bythotrephes cederströmii* stora dominans som sikløjföda i Väneren (Nilsson 1974) är inte lika utpräglad i Bolmen, trots att arten där utgör ett dominerande inslag i födan hos mört och sik. I

	januari	februari	april	maj	juni	juli	augusti	september	oktober	november	december
Tryckom 1895						Daphnia sp. Bythotrephes long. Leptodora K.					
1899					Chir., larv Chir., adult Chir., puppa						
1899 av 28 med född											
Westin 1967											
1968									Cladocera terr. insekter Limnocal. macr.		
Vallin 1969											
Nilsson 1974 Bottenhamn											
Träning											
Häcker 1972											
Thienemann 1933 (både höst- och vårl. siklöja; -1933 (vår))											
Thienemann 1933											
1933											
1932											

Förekomst (frekvens) i ovanstående material

Nikolskii 1961	Coregonus albus (utan tidsangivelse)	49 %
Ob	Bosmina sp., Daphnia sp.	46 "
Jenisej	Bythotrephes sp., Diaptomus sp., Cyclops sp.	33 "
Ural	Coregonus albus (utan tidsangivelse)	26 "
	Bosmina sp., Bythotrephes sp., Diaptomus sp.	18 "
	Daphnia sp., Diaptomus sp., Mysis rel.	18 "
	C. albus, lacognis (utan tidsangivelse)	15 "
	Deivis bottenfauna	13 "
		13 "
		18 "

Tabell 14. Sammanställning av litteraturuppgifter om siklöjans tre viktigaste födoorganismer under olika månader.

Vänern förekom *B. cederströmi* hos trålad men ej hos botten-garnsfångad siklöja, vilket tyder på pelagisk förekomst. I Bolmen däremot tycks *B. cederströmi* huvudsakligen förekomma i anslutning till botten, då den dominerar som föda hos bentiskt förekommande sik och mört (Hamrin 1973). En orsak till *B. cederströmi*s olika biotopval i de två sjöarna kan vara det större djupet i Vänern, vilket sannolikt tillåter arten att vistas pelagialt utan att i alltför stor utsträckning bli upptäckt av fisk.

De större cladocererna är betydelsefulla som föda främst under sommarhalvåret (Hakkari 1972, 1978, Marciak 1972, Nilsson 1974). Detta torde bero på cladocerernas utvecklingscykel (jmf Fig 43) med ett produktionsmaxima på sommaren. Dominansen av *Bosmina coregoni* som föda för siklöja i södra Sverige tycks inte vara lika utpräglad hos siklöja i de kontinentala och mellansvenska sjöarna, där siklöjan istället konsumerat större copepoder (Marciak 1962, Vallin 1969).

Födovallets variation mellan olika delar av sjöarna Vänern och Konnevesi var liten (Nilsson 1974, Hakkari 1978). Detta överensstämmer väl med förhållandena i Bolmen (Fig 31).

Födovallets beroende av djupet har tidigare studerats i Vänern (Nilsson 1974). *Bythotrephes cederströmi* var där vanligare som föda på större djup, medan övriga mindre cladocerer främst förekom som föda i mer ytliga prov. Skillnaderna var dock små och resultaten antydde, att prov tagits från en enhetlig population vid olika tidpunkter under dess vertikala dygnsvandring. Siklöjan i Bolmen hade kvalitativt sett ett likartat födoval oavsett djup, medan däremot antalet näringsobjekt vid skiktade förhållanden minskade starkt med djupet. Denna skillnad i mängden föda hos siklöjor fångade på olika djup kan, som påvisats vid dygnsstudierna av siklöjans födoaktivitet i norra Ivösjön (Fig 20, 35), bero på att det i hypolimnion förekom perioder då rörelseaktiviteten ej var kopplad med födoaktiviteten. Skillnaden kan naturligtvis även återspegla en reell skillnad i totala födointaget.

Beräkningarna av selektivitetsindex för olika födoorganismer gentemot siklöja förutsätter, att planktonproven ger en riktig bild av de olika arternas relativa förekomst i vattnet. Denna förutsättning gäller ej beträffande *Bythotrephes cederstroemi*, vilken i Bolmen förekom regelbundet i magar av både sik och mört, trots att arten under perioden 1966-1975 aldrig erhöles vid de drygt 500 provtagningar (2.500 l vatten) som då utfördes med Rodhe-hämtare. Vid övergång till Ruttner-hämtare erhöles däremot *Bythotrephes cederstroemi* i ett antal av omkring 0,1 ind/l under sommarperioden (Hamrin 1978). Däremot förändrades inte abundansen av *Leptodora kindtii* vid byte av provtagningsmetodik. För att möjliggöra selektivitetsberäkningar även för *Bythotrephes cederstroemi* har dess abundans under perioden 1970-1975 antagits vara 0,1 ind/l. Då detta värde är lågt i förhållande till den totala crustacée-faunan i Bolmen, påverkas selektivitetsindexet mycket lite av eventuella avvikelser från detta värde.

Resultat från Marciak (1962), Vallin (1969) och Hakkari (1972) har utnyttjats för beräkning av siklöjans selektivitetsindex (Tab 15). För att göra materialet enhetligt har rotatorier och nauplier, vilka har starkt negativa index (Marciak 1972), uteslutits i den mån de förekommit i materialet. Övriga djurplanktongruppers frekvens har korrigerats i motsvarande mån. Samtliga gjorda undersökningar visade, att siklöjan prefere-
rade *Bosmina coregoni* (Marciak 1962, Vallin 1969, Hakkari 1972, 1978), medan däremot arten *B. longirostris* undveks (Marciak 1962). Liksom i de sydsvenska sjöarna prefererades stora cladocerer som *Bythotrephes sp* (Hakkari 1972, 1978) och *Leptodora kindtii* (Vallin 1969), medan selektivitetsindex för de mindre *Daphnia*-arterna var lågt. Det sistnämnda förhållandet gällde även för de mindre copepodarterna. Större copepoder som *Cyclops scutifer* och *Heterocope appendiculata* hade höga index (Marciak 1962, Hakkari 1972, 1978). Däremot var indexet för *Limnocalanus macrurus* lågt i de nämnda undersökningarna, vilket även framgår av födoanalyserna i Ivösjön (Fig 33).

Hakkari (1972) redovisade negativa index för *Holopedium gibberum*, vilket ej överensstämmer med resultaten från de sydsvenska sjöarna. Vid Hakkaris undersökning var siklöjorna helt inriktade på konsumtion av *Bosmina* och *Limnocalanus*, vilka före-

A. Pluszne (Marciak 1962)

	index	s	n
<i>Bosmina longirostris</i>	-0,98	0,01	3
<i>B. coregoni crassus</i>	+0,36	0,21	3
<i>Daphnia</i> sp.	+0,04	0,42	10
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-0,98	0,01	3
<i>Leptodora Kindtii</i>	+0,99	0,01	4
Nauplier (Copepoda)	-0,98	0,01	6
Copepoditer (Cyclopida)	-0,60	0,49	4
" (Calanoida)	-0,99	0,01	7
<i>Cyclops scutifer</i>	+0,99	0	1
<i>Eurytemora lacustris</i>	+0,07	0,46	13
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	-0,62	0,31	4
<i>Mesocyclops</i> sp.	-0,25	0,54	9

B. Konnevesi (Hakkari 1972)

<i>Bosmina coregoni</i>	+0,22	0,74	5
<i>Daphnia cristata</i>	-0,47	0,40	4
<i>Holopedium gibberum</i>	-0,92	0,02	2
<i>Leptodora Kindtii</i>	+0,96	0,03	3
<i>Bythotrephes longimanus</i>	+0,90	0	1
<i>Limnocalanus macrurus</i>	+0,02	0,57	6
<i>Cyclops</i> sp.	-0,04	0,57	5
<i>Heterocope appendiculata</i>	+0,71	0	1
<i>Eudiaptomus</i> sp.	-0,51	0,52	2

C. Mälaren (Vallin 1969)

<i>Bosmina</i> sp.	+0,82	0,30	7
<i>Daphnia</i> sp.	+0,05	0,73	4
<i>Limnocalanus macr.</i>	-0,09	0,78	8
<i>Cyclops</i> sp.	+0,14	0,64	13
<i>Diaptomus</i> sp.	-0,66	0,62	15

Då frekvensen av en art i proven varit så låg, att den inte noterats i tabellerna har koncentrationen satts till 0,1 % för att möjliggöra en matematisk beräkning. Endast de värden har medtagits, där födoorganismens andel i planktonsamhället eller i födan översteg 10 %.

I Marciaks material har vid beräkningarna nauplierna ej medräknats i zooplanktonsamhället och övriga värden är kompenserade med hänsyn härtill.

Tabell 15. Selektivitetsindex hos siklöja i Pluszne, Konnevesi och Mälaren. s anger standardavvikelse och n antalet vid olika tillfällen beräknade index.

kom i stor mängd. Detta torde ha bidragit till, att indexet för *Holopedium* vid just detta tillfälle var negativt p g a fiskars tendens att selektera de för tillfället dominerande födoobjekten (Ivlev 1961). Selektivitetsindex variation under året som en funktion av förändringar i planktonsamhällets sammansättning framgår av Marciaks och Vallins undersökningar (op. cit.). *Eurytemora lacustris* prefererades således enbart så länge som *Daphnia*-arterna förekom sparsamt. När *Daphnia*-arternas abundans ökade steg också selektivitetsindex för dessa arter. När sedan *Leptodora kindtii* började uppträda i större mängd prefererades dessa och indexet för *Daphnia*-arterna sjönk. Positiva index för *Bosmina coregoni*, *Daphnia* sp., *Limnocalanus macrurus* och *Cyclops* sp. erhöles endast då deras andel i zooplanktonsamhället översteg 10, 30 resp 50 % av totala crustacée-samhället. Ivlevs slutsatser beträffande selektivitetens beroende av de olika födoobjektens relativa abundans är således tillämpbara även på utpräglat planktivora arter. Detta framgår även av undersökningar av födovallet hos andra planktivora fiskarter som sikar och *Alosa*-sillar (Hutchinson 1971, De Bernardi & Giusanni 1975).

9. SIKLÖJANS INVERKAN PÅ ZOOPLANKTONBESTÄNDEN

9.1 Inledning

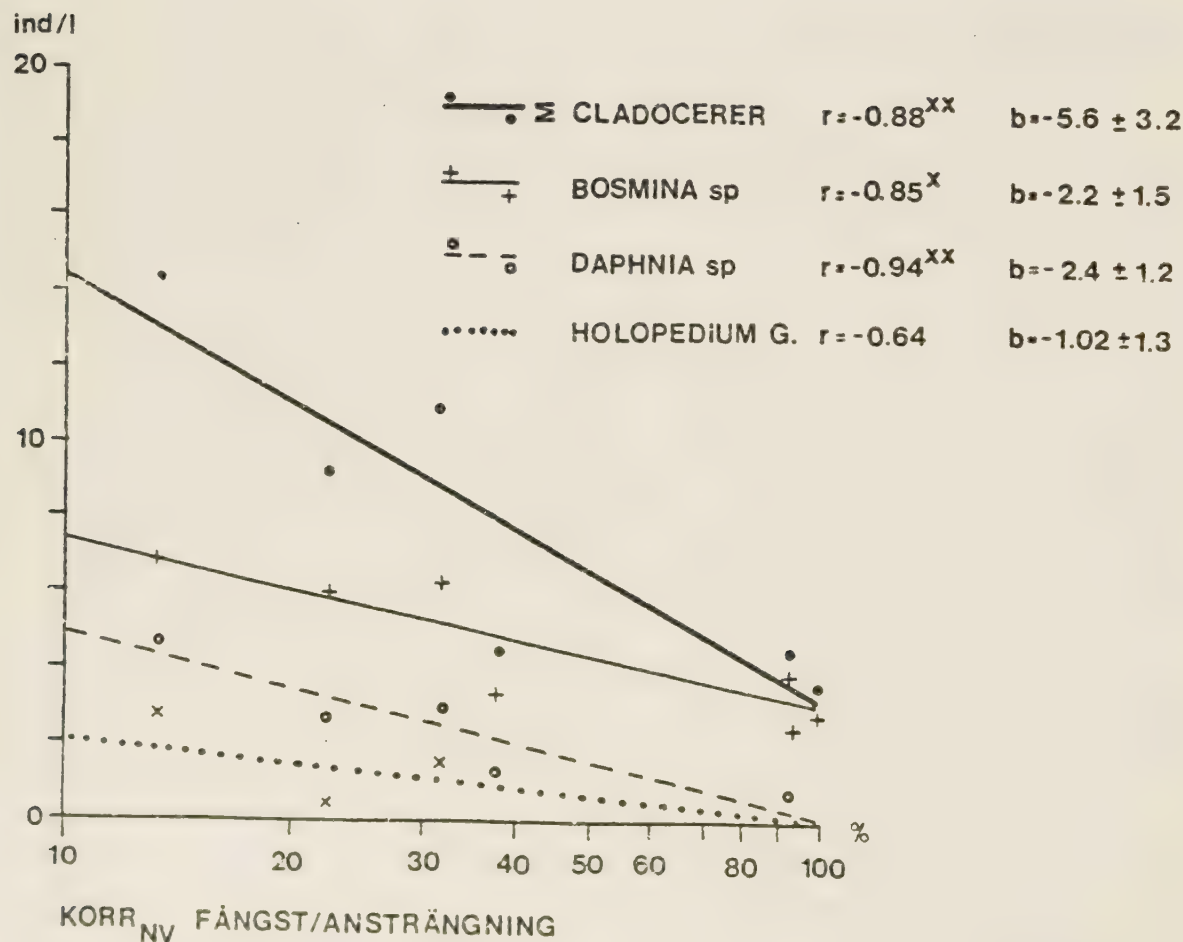
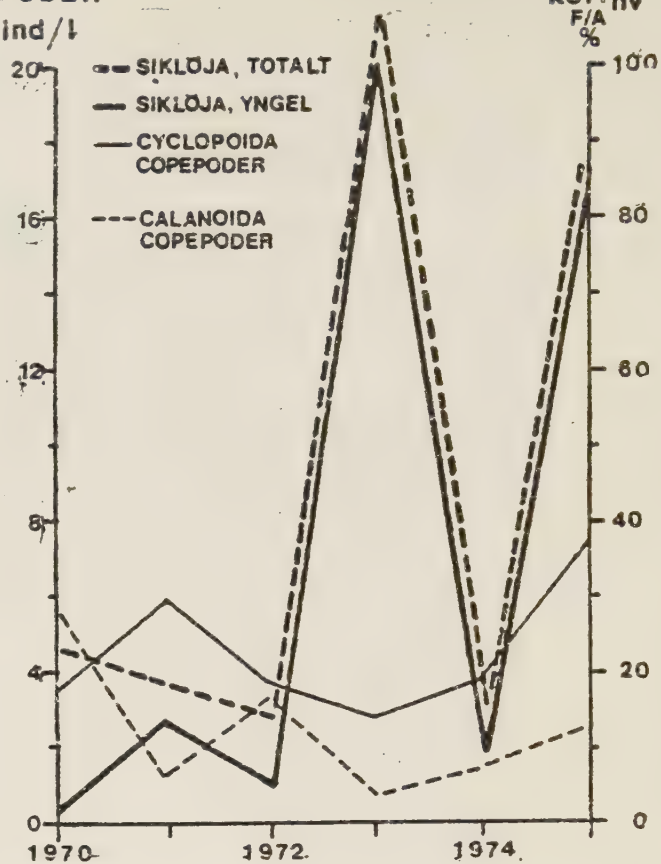
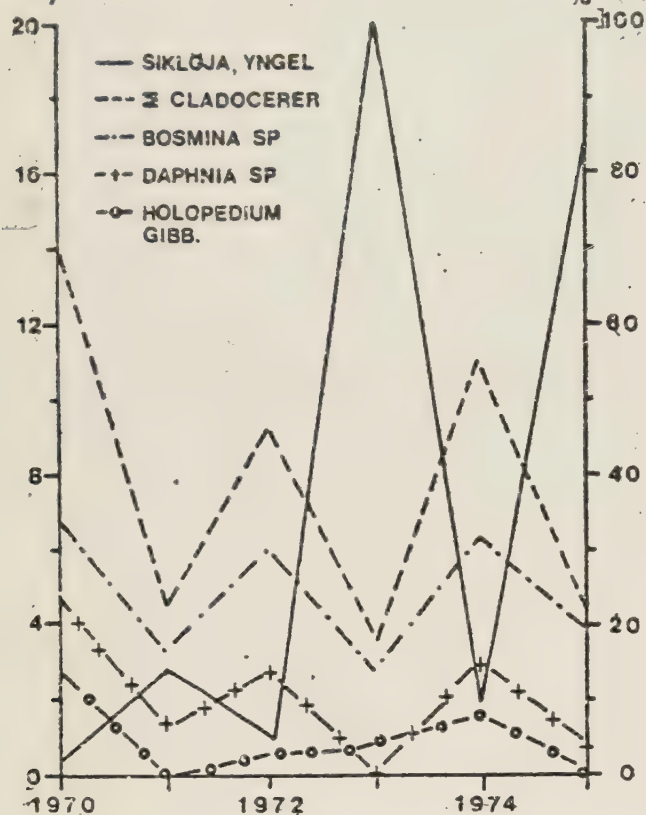
En rad undersökningar har under senare år påvisat hur zooplanktonsamhället vid ökande fiskpredation utvecklas mot allt mindre arter (ex Hrbáček 1962, Brooks & Dodson 1965, Stensson 1972, Andersson et al 1978). Då sikløjbeståndet i Bolmen under olika år förekommer med starkt varierande populationsstorlekar kan förväntas, att dessa variationer även återspeglas i zooplanktonbeståndets storlek och artsammansättning. För att undersöka detta har abundansen av sikløjyngel, vilken är den del av populationen som varierar i abundans, relaterats till abundansen av cladocerer och copepoder i södra Bolmen under sommar och höst. Under övriga årstider föreligger svårigheter, att med den använda metodiken uppskatta beståndet av sikløjyngel i Bolmen.

9.2 Resultat

De planktiska cladocererna i södra Bolmen dominerades helt av *Bosmina coregoni* medan *Daphnia cristata*, *Holopedium gibberum*, *Daphnia longispina* och *Daphnia galeata* förekom regelbundet men mindre talrikt (Tab 12). Abundansen av *Daphnia longispina* (0,6 ind/l) orsakades framför allt av höga värden för år 1970. Under övriga år förekom arten mycket sparsamt. *Bythotrephes cederstroemi* förekom överhuvudtaget inte i planktonproven under perioden 1970-1975 (Tab 12), då provtagningen skedde på 5 nivåer med Rodhe-hämtare. Vid övergång 1976 till provtagning med Ruttner-hämtare på varje m i vertikalled och med Clarke-Bumpus-hämtare varierade abundansen mellan 0,0 och 0,1 ind/l.

Bland copepoderna dominerade i planktonproven de mindre formerna *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus gracilis* och *Mesocyclops oithonoides*. Större copepoder förekom mycket sparsamt.

Sikløjynglet förekom i södra Bolmen med starka årsklasser under udda år och utgjorde då den helt dominerande delen av sikløjpopulationen (Fig 37 överst). Förekomsten av cladocerer i södra

CLADO-
CERER
ind/lSIK-
LÖJA
korrv
F/A
%COPE-
PODER
ind/lSIK-
LÖJA
korrv
F/A
%

Figur 37. Pelagisk fångst av siklöja i oktober och abundansen av cladocerer och copepoder i juli och augusti (medelvärde) i södra Bolmen 1970-1975. Zooplanktonvärdena är baserade på provtagning av 25 l vatten mellan 0 och 25 m djup.

Bolmen under juli och oktober uppvisade också stora beståndsfuktuationer, men med hög abundans under jämna år. Detta förhållande gällde både för totala antalet cladocerer och för de enskilda släktena *Bosmina* och *Daphnia*. Frånsett år 1973 förekom även *Holopedium gibberum* talrikast under jämna år. Förekomsten av calanoida copepoder varierade i huvudsak på samma sätt som cladocererna frånsett ett ovanligt lågt värde under 1974. De cyclopoida copepoderna däremot hade under juli och oktober sina två högsta abundanstal under år med starka årsklasser av siklöjyngel.

Den negativa korrelationen mellan abundansen av siklöjyngel och cladocerer (Fig 37) var signifikant för såväl totala antalet cladocerer ($r = -0,88^{xx}$) som för släktena *Bosmina* ($r = -0,85^x$) och *Daphnia* ($r = -0,94^{xx}$). Korrelationskoefficienten för sambandet mellan abundansen av siklöjyngel och *Holopedium gibberum* var däremot ej signifikant ($r = -0,64$). Detsamma gällde motsvarande värde för de cyclopoida copepoderna ($r = -0,71$). Resultaten visar, att vid hög abundans av siklöjyngel minskade abundansen av *Daphnia*-arter till ett absolut minimum. Detsamma torde gälla för *Holopedium gibberum* och för de cyclopoida copepoderna, även om sambandet med siklöjabundansen p g a det låga antalet frihetsgrader inte var signifikant för dessa grupper.

Det, p g a en ökande predation, successiva försvinnandet i vattenmassan av *Daphnia*-arter, *Holopedium gibberum* och calanoida copepoder ledde slutligen till, att endast *Bosmina coregoni* och cyclopoida copepoder återstod under år med maximal förekomst av siklöjyngel.

9.3 Diskussion

Ekström (1975) har med ledning av håvplanktonprov från ett antal sydsvenska, djupa, oligotrofa sjöar med och utan siklöja gjort en relativ skattning av abundansen av cladocerer och copepoder (Tab 16).

Likheten mellan zooplanktonfaunan i Bolmen (Tab 12) och i de av Ekström undersökta sjöarna med siklöja är påfallande.

Frånsett *Daphnia cucculata* tillhörde alla i Ekströms siklöjs-sjöar dominerande zooplanktonarter också de dominerande arterna i Bolmen. Den i sjöar utan siklöja dominerande copepoden *Heteroscope appendiculata* var mycket ovanlig i Bolmen, och samma förhållande gällde för *Daphnia longispina* (Tab 16).

<u>sikløjassocierade zooplanktonarter</u>	--- abundans i sjöar ---- med siklöja utan siklöja	t-värde
<i>Daphnia cristata</i>	2.7 0.4	4.8
<i>Daphnia galeata</i>	1.3 0.0	3.4
<i>Daphnia hyalina</i>	0.6 0.0	2.9
<i>Cyclops cfr leuckarti</i>	1.2 0.0	2.8
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1.1 0.3	2.1
<i>Daphnia cucculata</i>	0.6 0.0	2.1
<u>indifferentia zooplanktonarter</u>		
<i>Eurytemora lacustris</i>	0.3 0.0	2.1
<i>Bosmina coregoni</i>	3.1 2.2	1.7
<i>Leptodora kindtii</i>	0.3 0.1	1.3
<i>Diaptomus graciloides</i>	2.0 1.9	0.1
<i>Polyphemus pediculus</i>	0.2 0.2	0.1
<i>Limnosedia frontosa</i>	0.7 0.7	0.0
<i>Cyclops juv.</i>	3.0 3.2	0.3
<i>Holopedium gibberum</i>	0.7 0.9	0.4
<i>Bythotrephes longimanus</i>	0.1 0.2	1.0
<i>Cyclops cfr strenuus</i>	0.0 0.2	1.4
<u>sikløjskyende zooplanktonarter</u>		
<i>Daphnia longispina</i>	0.2 1.8	3.4
<i>Heteroscope appendiculata</i>	0.3 2.5	4.1
antal sjöar	12 13	
95-% signifikansgräns		2.1

Tabell 16. Den genomsnittliga, relativa förekomsten av copepoder och cladocerer i djupa, klara sjöar i södra Sverige med och utan siklöja (efter Ekström 1975).

Abundansen har angivits som medelvärde för resp sjögrupp efter en skala från 0 - 5. Sjöar med pH-värden under 5,5 har ej medtagits i tabellen.

Bosmina coregoni dominerade i sjöar såväl med som utan siklöja. Orsaken till detta framgår av resultaten från Bolmen,

vilka visar att *Bosmina coregonis* abundans minskade vid ökat predationstryck från siklöja, men att dess relativa andel av cladocer-faunan ökade. Samtidigt skedde i Bolmen en ökning av relativa andelen av calanoida copepoder. Detta berodde på, att denna grupp endast i liten utsträckning var utsatt för predation. *Bosmina coregoni* däremot var vid hög abundans av siklöja utsatt för en mycket omfattande predation, vilken förstärktes av att alternativa födoobjekt då saknas. Inte ens vid en samtidig hög predation från såväl siklöja som nors, vilket förekommer i Ivösjön, sker någon ytterligare reducering av abundansen av *Bosmina coregoni* (Fig 43). *Bosmina coregonis* förmåga att motstå mycket stark fiskpredation måste tillskrivas den snabbhet med vilken utvecklingen från ägg till könsmogna individer äger rum (jmf sammanställning av Hakkari 1978). Sikløjans stora konkurrensförmåga gentemot andra planktivora fiskarter (Svårdson 1976) torde samtidigt vara kopplad till sikløjans förmåga att utnyttja just *Bosmina coregoni* som föda.

Förändringen av zooplanktonsamhället i samband med predation från siklöja från storvuxna arter som *Heterocope appendiculata* och *Daphnia longispina* till små arter som *Daphnia cristata* är med stor säkerhet en följd av den intensiva predationen från sikløjans sida (jmf Hrbaček 1962, Brooks & Dodson 1965, Stenson 1972, Stavn 1975). Orsaken till denna selektion av större zooplanktonformer är de planktivora fiskarternas större möjligheter att upptäcka storvuxna zooplankter eller arter med tydlig pigmentering (Greze 1964, Zaret & Kerfood 1975).

Den, trots förändringar i provtagningsmetodiken, låga abundansen i Bolmen av de stora cladocererna *Bythotrephes cederstroemi* och *Leptodora kindtii*, kan emellertid ej förklaras med predation från siklöja. Varken i Bolmen under år med ringa sikløjförekomst eller i sjöar helt utan siklöja uppnår dessa arter någon större abundans. Sikløjans höga selektivitetsvärden gentemot dessa cladocerer beror huvudsakligen på deras mycket låga andel av planktonfaunan. Undersökningar i Bolmen har emellertid visat, att bl a mört och sik i betydligt större utsträckning än siklöja förmår utnyttja bestånden av *Bythotrephes* (Häggström & Malmquist 1972), vilket även konstaterats i Vänern

(Nilsson 1974) och beträffande sik i Lago Maggiore (De Bernardi & Giusanni 1975). Siklöjan har annat biotopval (Hamrin 1972) och annan dygnsrytmik än mört (Hamrin & Persson opubl.) resp sik (Müller 1976). Sannolikt minskade sådana faktorer siklöjans möjligheter att predera på de större cladocererna.

10. SIKLÖJPOPULATIONERNAS RELATIVA ABUNDANS

10.1 Inledning

Fångsten av siklöja varierade mycket starkt mellan de olika undersökningarna. För att undersöka orsaken till detta har abundansen mätt som fångst per ansträngning relaterats till sjöarnas morfologi och trofigrad. För att ge ett mått på relationen mellan fångst per ansträngning och den verkliga biomassan har försök gjorts att bestämma biomassan av siklöja i Gyltigesjön.

10.2 Resultat

10.2.1 Relativ abundans

I centrala Ivösjön, som har det största maximidjupet, den största relativa hypolimnionvolymen och den högsta primärproduktionen, var också fångsten_{NV} per ansträngning störst (Tab 4-7 resp 17). Dessutom förekommer i Ivösjön, men ej i de andra sjöarna, ett norsbestånd väsentligt större än siklöjbeståndet (Hamrin et al. 1978). Fångsten_{NV} per ansträngning av siklöja i de oligotrofa sjöarna Bolmen och Skärilen var betydligt lägre än i centrala Ivösjön, och samma förhållande gällde för siklöjbeståndet i västra Ivösjön beroende på den ringa relativa hypolimnionvolymen. I Gyltigesjön, vars produktiva zon är mycket liten till följd av hög humushalt och tunt epilimnion, var fångsten_{NV} per ansträngning av siklöja endast 4 % av motsvarande värde för centrala Ivösjön. Om hänsyn tages endast till de delar av sjövolymen som utnyttjas av siklöjan under sommarens skiktning, minskar skillnaderna mellan centrala Ivösjön och de övriga sjöarna frånsett Gyltigesjön. Fångst_{NV} per ansträngning i centrala Ivösjön var emellertid fortfarande dubbelt så hög som i Bolmen (Tab 17). Fångsten_{NV} per ansträngning i Gyltigesjön var väsentligt lägre än i alla de övriga undersökta sjöarna, trots att undersökningen företogs när beståndet dominerades av en stark årsklass.

	relativ abundans i volym			n	epilim- nions- höjd, m	medel- djup, m
	A	B	C			
C. Ivösjön 1973	24	28	56	4	0-15	11.3
V. Ivösjön 1973	10	14	30	3	0- 8	5-10
S. Bolmen 1970-1975	9	13	34	45	0-12	10.8
Skärilen 1974	6	10	33	3	0- 8	8.2
Gyltigesjön 1975	1	1	2	3	0- 3	8.4

Tabell 17. Relativa abundansen (fångst_{NV}/ansträngning, vikt) av siklöja exklusive årsyngel i Ivösjön, Bolmen, Skärilen och Gyltigesjön. Relativa abundansen i Gyltigesjön har satts till 1. Med volym A avses sjöns totala volym, med volym B meta- och hypolimnion och ovanliggande delar av epilimnion och med volym C meta- och hypolimnion. Fisket har utförts i juli eller i början av augusti. n anger antalet under 1 dygn utlagda pelagiska länkar.

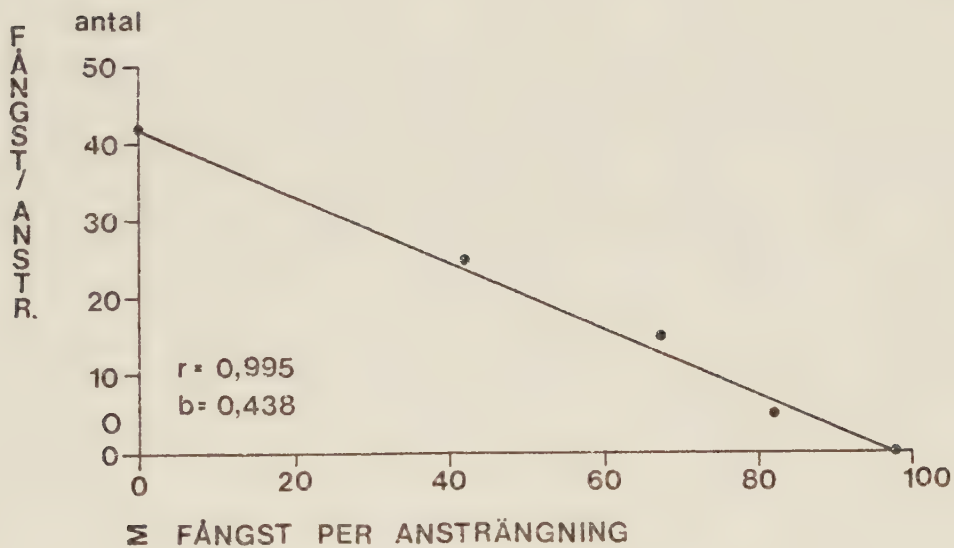
10.2.2__Siklöjpopulationens_biomassa_i_Gyltigesjön

Gyltigesjön är den minsta och mest humösa av de undersökta sjöarna och har ett betydande hypolimnion. Studierna av sikløjans vertikalfördelning i sjön visade, att hela populationen under sommarskiktningen befann sig under 10 m djup med en stark koncentration till nivån 13-18 m. Det sistnämnda värdet anger sjöns maximala djup. Då sjön endast är 40 ha bedömdes det som möjligt, att genom successiva fiskeri med 360 m² nät reducera beståndet av åldersklass I+ i mätbar utsträckning. Detta underlättades av, att sikløjbeståndet p g a skiktningssförhållandena var koncentrerat under 12 ha av sjöns yta.

Fisket ägde rum under två perioder (17-21.7 och 1-3.9.1975). Vid det första fångsttillfället (Tab 18) beräknades fångst-effektiviteten och den delpopulation som avfiskades (Fig 38) enligt De Lury (1947).

Fångstdatum	Fångst, antal	vid fisket beskattad delpopulation, antal	totalpopulation antal
17-18.7	42		
18-19.7	25		
19-20.7	15	97 ± 5	216 ± 84
20-21.7	5		
1-2.9	33	75 ± 54	
2-3.9	13	25 ± 14	

Tabell 18. Fångst per ansträngning (360 m^2 nät/dygn, maskstorlek 15 mm) och beräknad populationsstorlek av 2-somriga siklöjor i Gyltigesjön sommaren 1975.



Figur 38. Linjär regression mellan fångst_{NV} per ansträngning och ackumulerad fångst_{NV} per ansträngning vid fiske i Gyltigesjön juli 1975. r betecknar korrelationskoefficienten och b riktningskoefficienten.

$$F/A_i = k \cdot \sum_{j=1}^{i-1} F/A_j + a$$

F/A_i betecknar fångst per ansträngning vid det i:te fisket. Uttrycket kan beräknas genom linjär regressionsanalys, varvid k och a är konstanter som anger fångsteffektivitet resp ordnatan i origo. Korrelationskoefficienten för detta samband var $-0,995$, vilket är höggradigt signifikant. Den avfiskade delpopulationens storlek erhålls som den summerade fångsten/ansträngning när $F/A_i = 0$ och uppgick till 97 ± 5 ex.

Nätens fångsteffektivitet ($0,44$) kan därefter användas för att beräkna den delpopulation som avfiskades den 1-3.9.1975. Som utgångspunkt användes här det andra fisket, eftersom en låg abundans ger det säkraste värdet på populationstätheten. Den i september avfiskade delpopulationen kunde härigenom beräknas till 58 ± 14 ex.

Under förutsättning att sikløjorna var likformigt fördelade i horisontell led minskade utfiskningen av 87 sikløjor den relativa abundansen i hela sjön från 97 till 58. Detta förutsätter också, att sikløjornas aktivitet var oförändrad under perioden. Om den avfiskade delpopulationen i enlighet med dessa förutsättningar vid de båda fångsttillfällena antas befinna sig inom en lika stor del av sjöns för sikløjor tillgängliga volym, kan denna volyms andel av totala sjövolymen beräknas enligt uttrycket

$$p_1 - p_2 = v \sum F/A$$

där p_i betecknar delpopulationerna vid de båda fisketillfällena, v betecknar den avfiskade delvolymens andel av totala sjövolymen samt $\sum F/A$ den summerade fångten. Den del av sjövolymen som avfiskats kan härigenom bestämmas till $(39 \pm 15)/87$.

Detta värde kan sedan utnyttjas för att med hjälp av värdet på den först avfiskade delpopulationen (97 ex) bestämma sjöns bestånd av 2-somriga sikløjor (216 ± 84 ex).

Då medelvikten hos sikløjorna i den avfiskade åldersklassen (I+) var $28,8$ g blir biomassan $6,0 \pm 2,4$ kg. Vid rekognoserande fisken före den 17.7 hade fångats 46 ex av samma ålders-

klass och med större maskstorlekar 4 st siklöjor med en medelvikt av 86,5 g. Om denna fångstrelation (4/46) antas återspegla relationen av de två storleksklasserna av siklöja i sjön, blir sjöns totala biomassa av siklöja omkring 10 kg motsvarande 0,24 kg/ha beräknat på sjöns totala yta.

10.3 Diskussion

Den vanligaste metoden att korrelera en sjös fiskbestånd med omgivningsfaktorer är att beräkna det morfoedafiska indexet, vilket definieras som torrsubstans (mg/l) / medeldjup (m) (Ryder 1961, Ryder et al 1974). Trots indexets enkla konstruktion ger det ett statistiskt signifikant samband med bestämningar av fiskfaunans absoluta eller relativa biomassa (Moyle 1946, Rawson 1952, 1955, Carlander 1955, Northcote & Larkin 1974, Lindström 1975). Indexet är emellertid inte tillämpligt på enstaka arter i en sjö och speciellt inte på arter vars abundans på något sätt är relaterat till hypolimnionvolymen, eftersom medeldjupet i indexet utgör en abundansminskande faktor. För att relatera siklöjans abundans till sjöarnas egenskaper måste hänsyn tas till andra faktorer.

Då siklöjan som zooplanktonätande organism befinner sig relativt långt ned i näringspyramiden, kan abundansen förväntas vara positivt korrelerad med primärproduktionen. Detta är uppenbart också fallet, eftersom den högsta abundansen förekom i Ivösjön, vilken dessutom hyser ett mycket stort norsbestånd. Ivösjön har den högsta primärproduktionen av de undersökta sjöarna. Det kan i detta sammanhang noteras, att Ivösjöns jämfört med Bolmens höga primärproduktion inte motsvaras av skillnader i sjöarnas totalfosfor- eller klorofyllhalt, men väl av skillnader i specifik ledningsförmåga, trots att den sistnämnda faktorn inte funktionellt är direkt relaterad till primärproduktionen (Tab 19).

Den lägsta relativa abundansen av siklöja förekom i den humösa Gyltigesjön, som har förhållandevis hög halt av organisk substans och av totalfosfor och totalkväve (Tab 6). Den trots detta låga abundansen av siklöja berodde sannolikt på låg primärproduktion orsakad av litet siktdjup och tunt epilimnion. Närsal-

terna är i stor utsträckning bundna till humuspartiklar. Sjöns läge i Fylleåns nedre del och det under sommaren högt belägna språngskiktet gör att betydande delar av planktonbiomassan spolats ut ur sjön. Även i humösa sjöar är förekomsten av siklöja mycket sparsam (Järnefelt 1957).

Sikløjans bundenhet till hypolimnion under sommarstagnationen gör det rimligt att förvänta sig ett positivt samband mellan sikløjans abundans och medeldjupet och hypolimnions mäktighet. Förutsatt att ett stort hypolimnion finns tillgängligt, är även ett mäktigt epilimnion produktionsbefrämjande för siklöjan. Ett tunt epilimnion minskar inte bara den produktiva volymen utan minskar också möjligheterna till recirkulation av näringsämnen (Ryder et al 1974). En för siklöjan optimal sjö borde därför liksom Ivösjön kombinera ett mäktigt epilimnion med ett stort hypolimnion (Tab 19). Om därför ett morfoedafiskt index för siklöja definieras som specifik ledningsförmåga $\times$ medeldjup $\times$ epilimnionmäktighet erhålls en korrelationskoefficient för de fyra undersökta sjöarna på 0,99 (Tab 19).

	C.Ivösjön	S.Bolmen	Skärilen	Gyltigesjön
korr_{NV} fångst/anstr.	4,8	1,8	1,2	0,2
Siktdjup, m	6,1	5,0	10,8	1,8
Spec. ledn. förm. uS	138	64	46	61
Totalfosfor, ug/l	13	9	3	15
Totalkväve, ug/l	600	440	300	720
Klorofyll-a, ug/l	2,6	2,9	-	-
Prim. prod. g C/m ² ·år	66	21	-	-
Medeldjup, m	11,3	10,8	8,2	8,4
Epilimnionhöjd, m	15	15	10	3

Tabell 19. Fångst_{NV} per ansträngning (vikt) av siklöja samt vissa limnologiska parametrar i Ivösjön, södra Bolmen, Skärilen och Gyltigesjön.

Fångsten_{NV} per ansträngning av siklöja i Gyltigesjön var mycket låg. Att värdet var rimligt bekräftades av populationsbestämningen, enligt vilken biomassan av siklöja var 0,24 kg/ha. Avkastningen av siklöja i tyska sjöar varierade mellan 0,1 och 10 kg/ha·år (Willer 1934). I Polen kan avkastningen uppgå till 35 kg/ha·år (Bernatowicz 1953), medan den genomsnittliga biomassan uppskattades till 10 kg/ha (Dabrowski & Leopold 1969). Liknande värden har noterats från Sovjetunionen (Pokrovski 1961) och biomassan av siklöja i en normalavkastande finsk sjö har angivits till omkring 15 kg/ha (Hakkari 1972, Viljanen 1978).

Med ledning av relationen mellan fångst/ansträngning i Ivösjön och Gyltigesjön (Tab 17) skulle abundansen av vuxna siklöjor i Ivösjön kunna uppskattas till storleksordningen 5-10 kg/ha, förutsatt att fångstbarheten av siklöja i de två sjöarna var lika. Detta värde är rimligt jämfört med tidigare citerade populationsuppskattningar, om hänsyn tas till att Ivösjön även hyser ett norsbestånd flera gånger större än sikløjbeståndet. Detta har konstaterats genom trålning och sprängning (Hamrin et al 1978).

Bestämningen av sikløjans biomassa i Gyltigesjön förutsätter, att den avfiskade delvolymen kan betraktas som slutet d v s inte utsatt för någon ut- eller invandring under de dygn fisket pågick. Denna teoretiska uppdelning av sjöns hela population är naturligtvis inte helt korrekt. Felet är emellertid inte stort, vilket framgår av att sambandet mellan fångst/ansträngning var rätlinjigt (Fig 38). Om en invandring ägt rum under tiden fisket pågick, skulle sambandet asymptotiskt närmat sig värdet på antalet per dygn invandrande fiskar. De utförda beräkningarna förutsätter också, att sikløjans aktivitet var densamma i juli och september. Då temperaturen i hypolimnion var densamma vid dessa tillfällen och sikløjans dygnsrytmik är starkt knuten till solens upp- och nedgång (Fig 17), torde även detta antagande vara rimligt. Beräkningarna förutsätter också, att mortaliteten under perioden mellan juli och september var försumbar. Den mycket höga maximiåldern hos Gyltigesjöns siklöjor i kombination med den låga abundansen samt den totala avsaknaden av predatorer på de djup där siklöjan förekom under den aktuella perioden gör ett sådant antagande rimligt.

11. STORLEK OCH TILLVÄXT

11.1 Inledning

Det har tidigare visats, att tillväxt och längdsammansättning hos olika årsklasser av siklöja från samma population varierar beroende på årsklassernas styrka. Orsaken till detta är en mycket stark intraspecifik konkurrens (Järvi 1950, Svärdson 1966 m fl). För att undersöka om denna konkurrens även avspeglas i tillväxt och längdsammansättning hos olika populationer, har siklöjpopulationerna i ett antal sjöar av olika limnologiska beskaffenhet undersökts. Populationernas relativa abundans framgår av Kap 10.

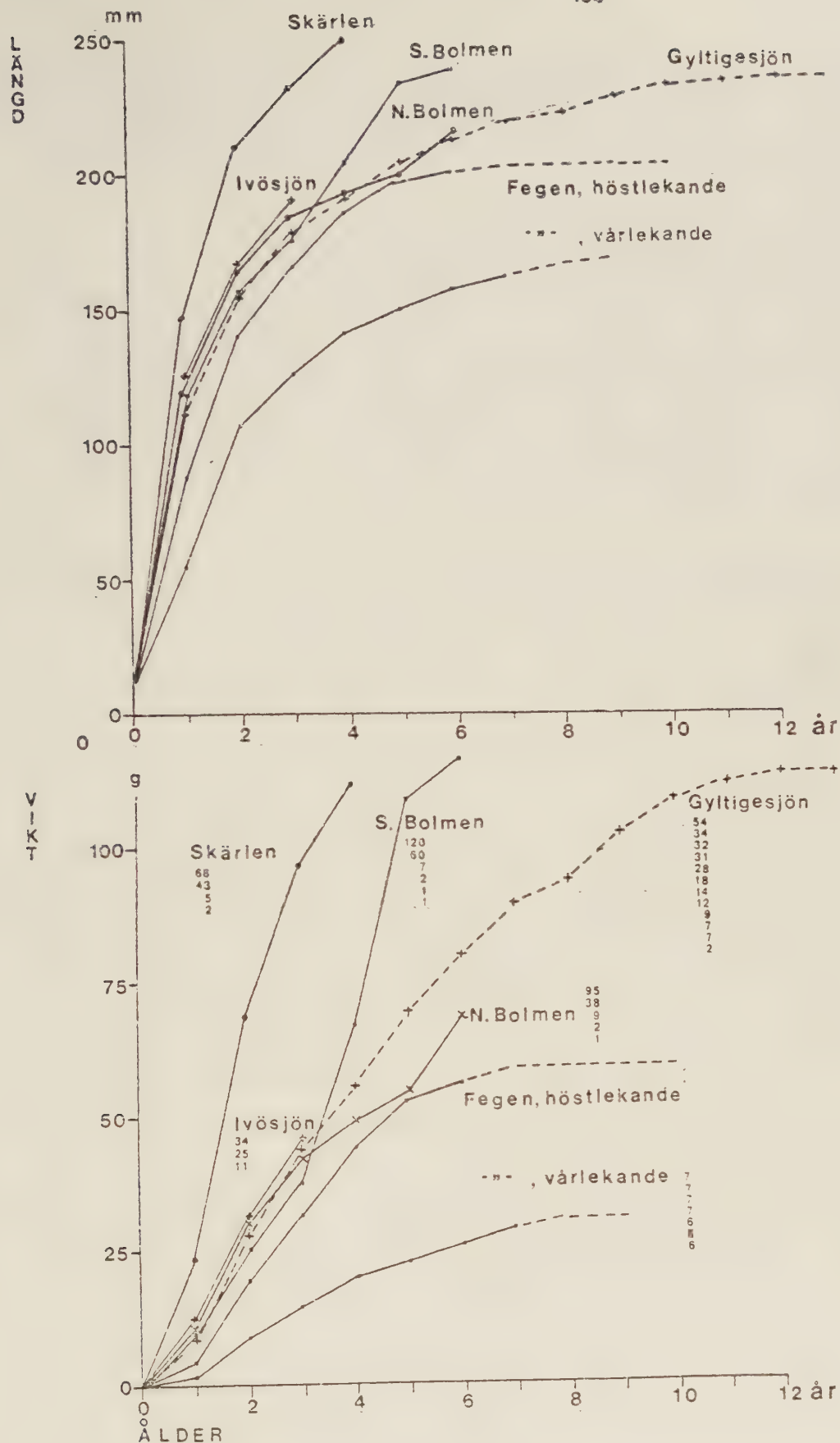
Siklöjor kan sluta tillväxa flera år innan sin död (Svärdson 1949, 1964, Aass 1972). Aass fastslog, att det i sådana fall för en korrekt åldersbestämning var nödvändigt att åldern bestämdes med hjälp av otoliter, då fjällanalys gav felaktig information. I nedanstående material har resultaten av fjällanalyserna kontrollerats med hjälp av otoliter med undantag av analyserna av höstlekande siklöjor från Fegen.

11.2 Resultat

11.2.1 Tillväxt

Skärlens siklöja var snabbväxande och uppnådde redan efter 2 år en längd av 210 mm (Fig 39). Bolmens, Ivösjöns, Gyltigesjöns och Fegens höstlekande siklöja tillväxte långsammare och hade efter 2 år uppnått en längd av omkring 160 mm. Den vårlekande siklöjan i Fegen hade efter 2 år endast uppnått längden 110 mm och uppvisade således en klart sämre tillväxt än de övriga populationerna. Längdtillväxten var hos samtliga populationer bäst under första året.

Vikttillväxten företedde ett något annorlunda mönster än längdtillväxten (Fig 39 nederst). Tillväxtrelationerna mellan de olika populationerna förändrades inte, men tillväxtens



Figur 39. Siklörjans tillväxt (längd och vikt) i Skärlen, Ivösjön, södra och norra Bolmen, Gyltigesjön och Fegen (höst- och vårlekande siklörja). Siffrorna vid sjönamnen i den undre figuren anger i de olika åldersklasserna (åldersklass I överst) analyserade siklörjor. Åldersbestämningen av siklörjorna i Fegen är utförd av Olof Lessmark. Resultatet beträffande den höstlekande siklörjan - baserade på otolitanalyser - är tidigare redovisat (Lessmark 1976).

förändring med åldern var betydligt mindre. En väsentlig skillnad var, att viktillväxten var högst under andra året, och att tillväxttakten bibehölls på en förhållandevis konstant nivå upp till en ålder av 4-6 år.

Sikløjans tillväxt var inte jämnt fördelad under året (Fig 47, 50). I Bolmen ägde den huvudsakliga tillväxten rum under perioden mellan anläggningen av den nya årsringen (omkring 1 maj) och juli. Efter det att siklöjan i juli uppsökt hypolimnion blev tillväxten betydligt sämre. Det var endast den yngsta åldersklassen som förmådde tillväxa under perioden oktober till årsringsanläggningen i april/maj.

11.2.2 Maximilängd och maximiålder

Sikløjornas maximala storlek varierade betydligt mellan de undersökta sjöarna (Tab 20). Störst blev sikløjorna i Skärilen, vilka uppnådde en längd på över 25 cm motsvarande en vikt på 110 g. Bolmens och Gyltigesjöns sikløjor blev något kortare men uppnådde samma maximala vikt tack vare bättre kondition. Den lägre maximistorleken hos norra Bolmens siklöja jämfört med södra Bolmens berodde sannolikt på, att de största sikløjorna efter hand utvandrade från norra Bolmen. Den höstlekande siklöjan i Fegen hade en maximistorlek som var signifikant mindre än de ovan nämnda populationernas. Den vårlekande siklöjan i Fegen uppnådde en längd av endast 171 mm motsvarande en vikt av 30 g. Dessa värden var signifikant lägre än motsvarande värden för den höstlekande siklöjan i samma sjö ($p < 0,05$).

Tillväxten hos sikløjorna i de undersökta sjöarna upphörde mellan 7 och 13 års ålder. Den äldsta, åldersbestämda siklöjan fångades i Gyltigesjön under sin 13:e sommar. Inget direkt samband kunde spåras mellan maximilängd och det antal år under vilka tillväxten pågick. Den mest storvuxna populationen uppnådde sin maximala storlek redan efter 7 år (Skärilen), medan den mest långsamväxande populationen (Fegens

vårlekande siklöja) behövde 12 år för att uppnå sin maximala individstorlek.

	maximilängd mm	ålder när tillväxten understiger 1 mm per år
Skärilen	256 $\pm$ 8	7
S. Bolmen	238 $\pm$ 25	11
N. Bolmen	210 $\pm$ 12	7
Gyltigesjön	228 $\pm$ 5	13
Fegen, höstlekande	209 $\pm$ 5	9
Fegen, vårlekande	171 $\pm$ 8	12

Tabell 20. Sikløjans maximilängd med 95-% konfidensintervall och ålder när tillväxten första gången understiger 1 mm per år.

11.2.3 Längdsammansättning

Storvuxna bestånd förekom i Skärilen och Gyltigesjön (Fig 40). Beträffande siklöjan i Skärilen var detta en följd av snabb tillväxt medan storleken hos siklöjan i Gyltigesjön var följden av en ovanligt låg dödlighet. Detta framgår av den ringa populationsstorleken (Kap 12) och den långa livslängden (Tab 20). Även beståndet i Hurven var storväxt, medan sikløjorna i Ivösjön, södra Bolmen och Fegen (höstlekande siklöja) uppvisade en lägre medellängd (Fig 40). I Ivösjön före- låg en tydlig skillnad mellan längdsammansättningen hos bestånden i centrala och västra delen av sjön.

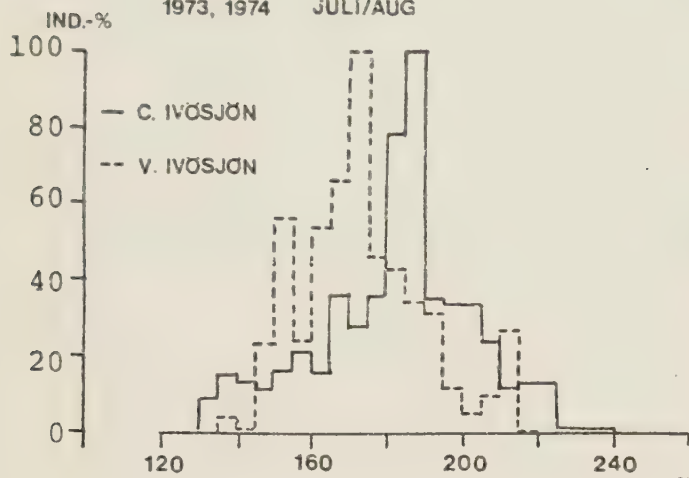
Vid skiktade förhållanden under sommaren ökade fångstens medellängd med avtagande temperatur mot botten i samtliga sjöar. Detta framgår bäst av resultaten från Ivösjön och södra Bolmen (Fig 41).

11.3 Diskussion

Åldersbestämningen av siklöja har tidigare vanligen skett med

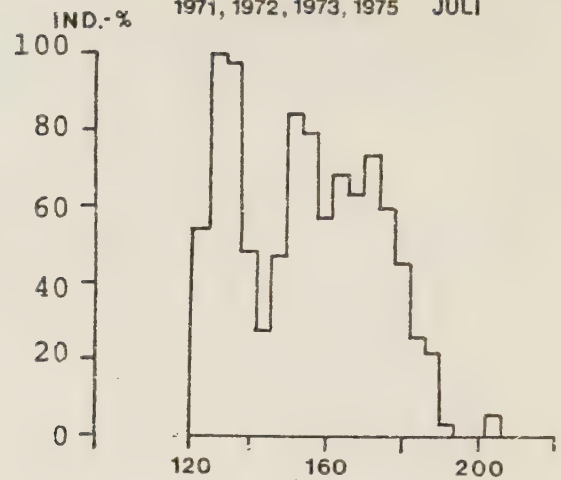
IVÖSJÖN

1973, 1974 JULI/AUG

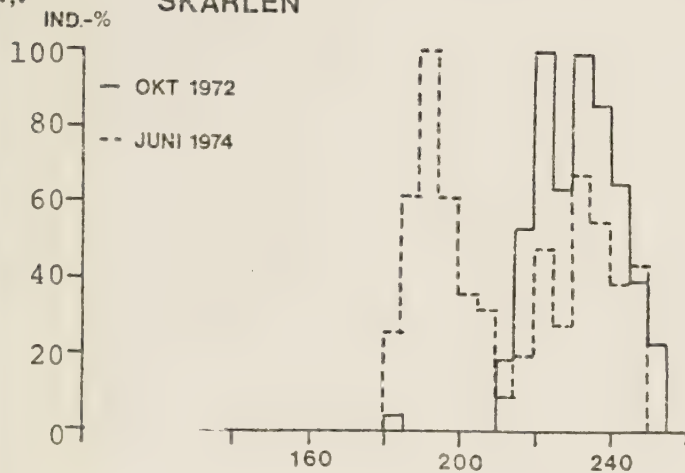


S. BOLMEN

1971, 1972, 1973, 1975 JULI

KORR
N,V
FÄNGST
PER
ANSTRÄNGNING

SKÄRLEN

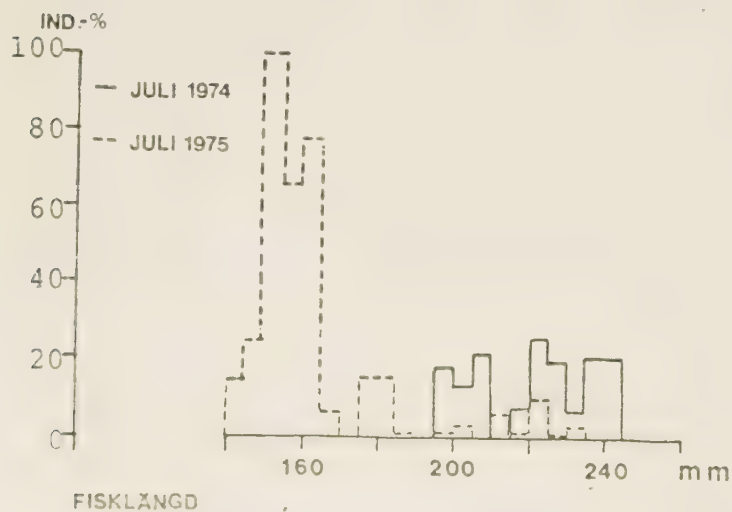


FEGEN

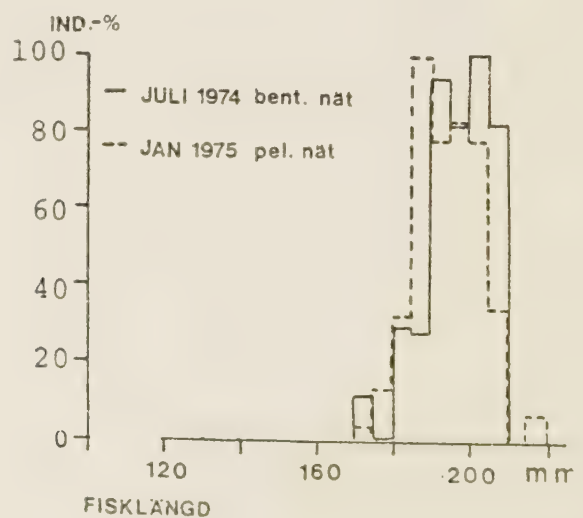
1974



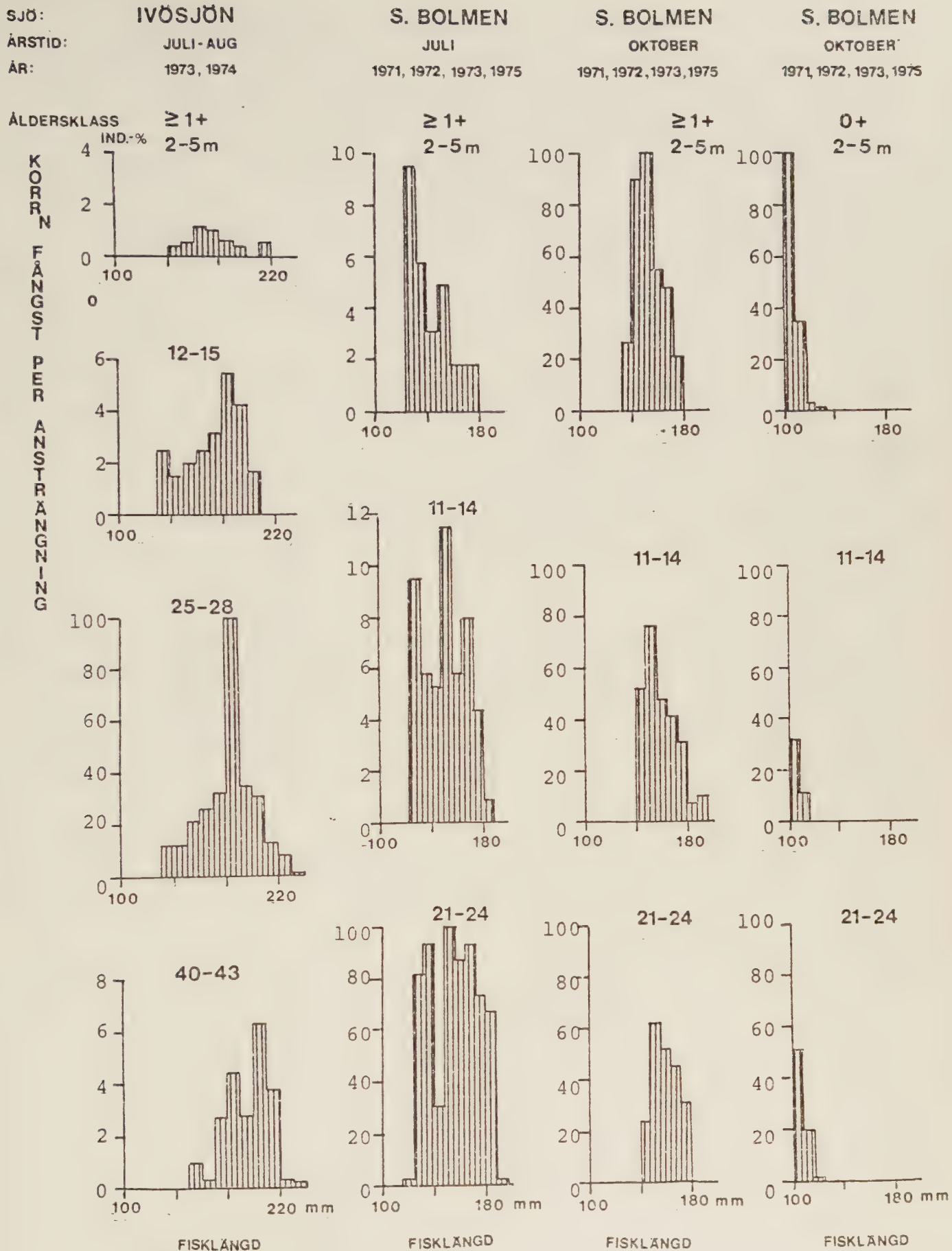
GYLTIGESJÖN



HURVEN



Figur 40. Siklens längdfördelning i centrala Ivösjön, södra Bolmen, SkärLEN, Fegen, Gyltigesjön och Hurven.



Figur 41. Siklöljans längdfördelning på olika djup i juli (skiktade förhållanden) och oktober (icke skiktade förhållanden) i centrala Ivösjön och södra Bolmen.

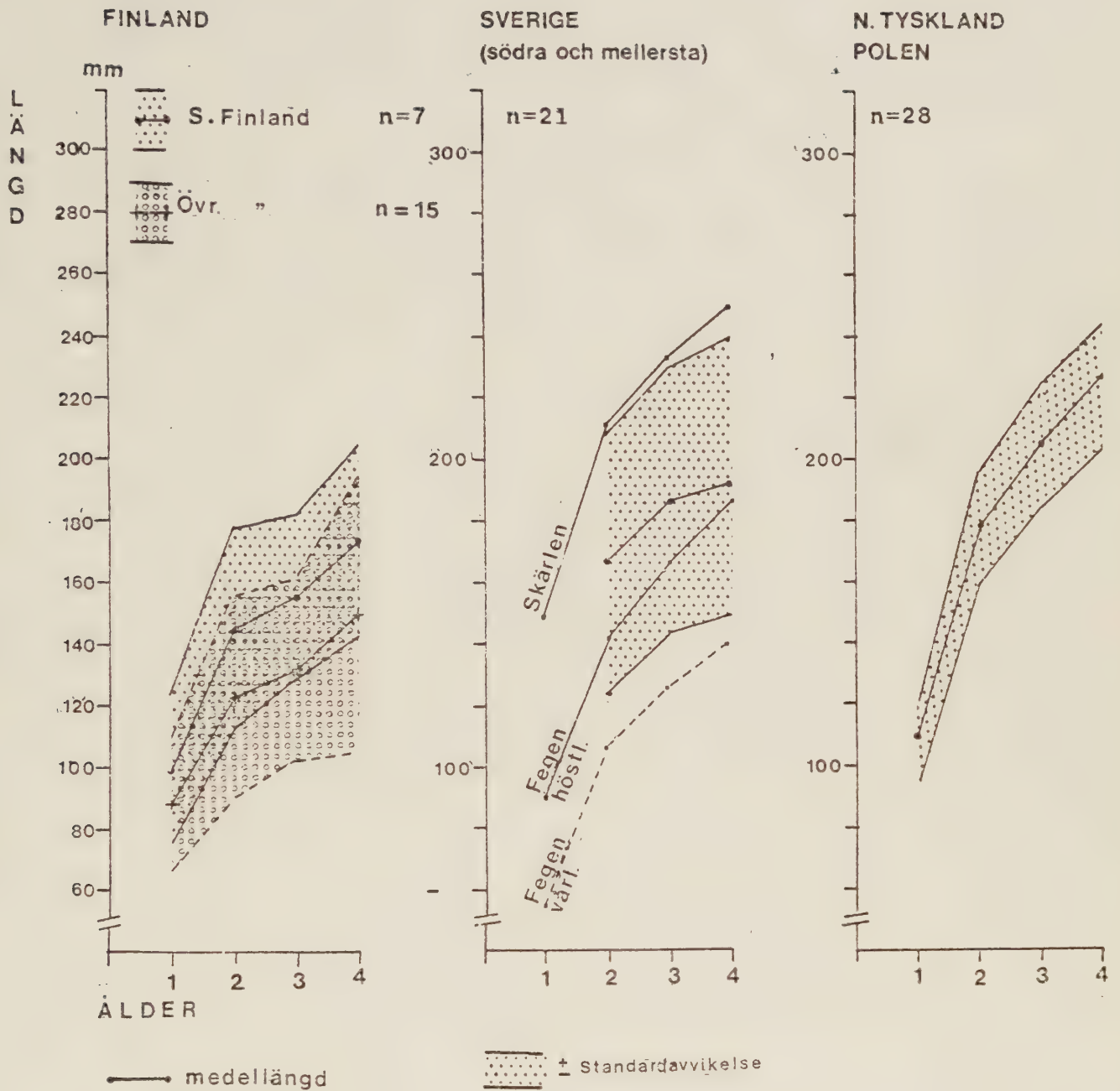
hjälp av fjällanalys. Aass har emellertid fastslagit, att denna metod ger alltför låga värden vid dålig tillväxt hos siklöjan (Aass 1972). Istället föreslog Aass att otoliter användes för åldersbestämning. Åldersanalys på siklöja från främst Gyltigesjön bekräftar Aass slutsatser. Fjällanalys gav en ålder på 5-6 år, när motsvande värden vid läsning av otoliter angav åldern till 12 år. Åldersbestämning av siklöjor från Bolmen, Fegen och Skärnen var möjlig med hjälp av enbart fjäll men underlättades i vissa fall av tillgång på parallella otolitprov.

När, som i tidigare undersökningar, fjällanalys använts vid åldersbestämningen har tillväxten hos de äldre fiskarna över-skattats. I sammanställningen nedan av uppgifter från Finland (Järvi 1950 efter sammanställning av Svärdson 1966), Sverige (Svärdson 1966) samt norra Tyskland och Polen (Bauch 1949) har därför endast tillväxten t o m 4 års ålder medtagits (Fig 42).

En jämförelse av hela materialet visar, att siklöjans tillväxt var bättre i södra delen av utbredningsområdet än i den norra. Inom Finland var tillväxten genomsnittligt något bättre i södra delen av landet än i norra delen. Det är emellertid inte sannolikt, att detta har ett direkt samband med de klimatologiska skillnaderna. Siklöjans kallstenoterma egenskaper gör den primärt mera lämpad för nordliga sjöar. Det är troligare, att skillnaderna i tillväxt återspeglar skillnader i abundans och sjöarnas produktionsförmåga.

En jämförelse med tillväxten hos andra populationer visar, att tillväxten hos siklöjan i den mycket näringsfattiga sjön Skärnen endast överträffats av ett fåtal populationer (Bauch 1949, Svärdson 1966). Tillväxten hos den vårlekande siklöjan i Fegen var däremot långsammare än hos praktiskt taget någon annan undersökt population (op cit).

Vid en jämförelse av tillväxten hos olika populationer finner man, att tillväxten uttryckt i viktsenheter sker betydligt mer rätlinjigt än tillväxten uttryckt i längdenheter. Detta beror på, att sambandet mellan längd och vikt är exponentiellt.



Figur 42. Tillväxten hos siklöja i Finland, Sverige, Polen och Tyskland. Källhänvisningar ges i texten (Kap 8). n betecknar antalet undersökta populationer.

Den med åren mycket snabbt avtagande tillväxten i längd kan därför inte alltid tolkas (ex Andersson 1964) som en med åren avtagande tillväxt. Sambandet mellan vikt och ålder visar, att tillväxten under första året i regel är liten. Siklöjan i Bolmen har en stigande tillväxttakt ända upp till en ålder av 5 år. Det är enbart hos de allra äldsta sikløjorna i varje population som vikttillväxten avtar.

Det finns hos de undersökta sydsvenska sikløjpopulationerna en tendens till att populationer med låg abundans, som i Skärilen och Gyltigesjön (Tab 17), har snabb tillväxt och förekommer i små, djupa sjöar. Påfallande många av de storvuxna bestånden tidigare redovisade i andra undersökningar förekom också i små sjöar (Trybom 1895, 1899, 1901, Bauch 1949, Svärdson 1966), men uppgifter om beståndens abundans saknas. Ett negativt samband mellan abundans och tillväxt har däremot konstaterats i samband med beståndsfluktuationer i samma sjö (Järvi 1950, Svärdson 1966). Ett sådant samband är också rimligt, eftersom sikløjans ensidiga födoval måste göra den mycket känslig för inomartkonkurrens. Den låga abundansen i små sjöar som Skärilen och Gyltigesjön kan bero på, att dessa sjöar har mycket branta stränder med låg andel bottnar lämpliga för sikløjans lek, vilken äger rum på grunt vatten. Då litoralzonen, vilken normalt är mer produktiv än den pelagiala zonen, är liten och dessutom kraftigt exponerad, torde tillgången på föda för yngel vara liten i denna sjötyp. Å andra sidan utgör hypolimnion i dessa sjöar en stor del av den totala vattenvolymen. De sikløjor som överlever yngelstadiet får därför god tillgång på näring. Den nedgång i mängden föda i magsäcken som konstaterats i exempelvis Ivösjön under sommarstagnationen behöver därför ej inträffa i sjöar av Skärlens typ. Populationsstorlekens betydelse för tillväxten i näringsfattiga vatten visas bl a av den goda tillväxten som uppnås vid nyinplanteringar (Molin 1945, Kanep 1974).

Sammanställningar visar, att storvuxna bestånd har snabb tillväxt (Bauch 1949, Svärdson 1966). Ett undantag utgör populationen i Gyltigesjön. Måttlig tillväxt och storvuxna sikløjor kännetecknar även populationen av *Coregonus artedii* i Stora Slavsjön i Canada (Paetz & Zelt 1974). Både Gyltigesjön och

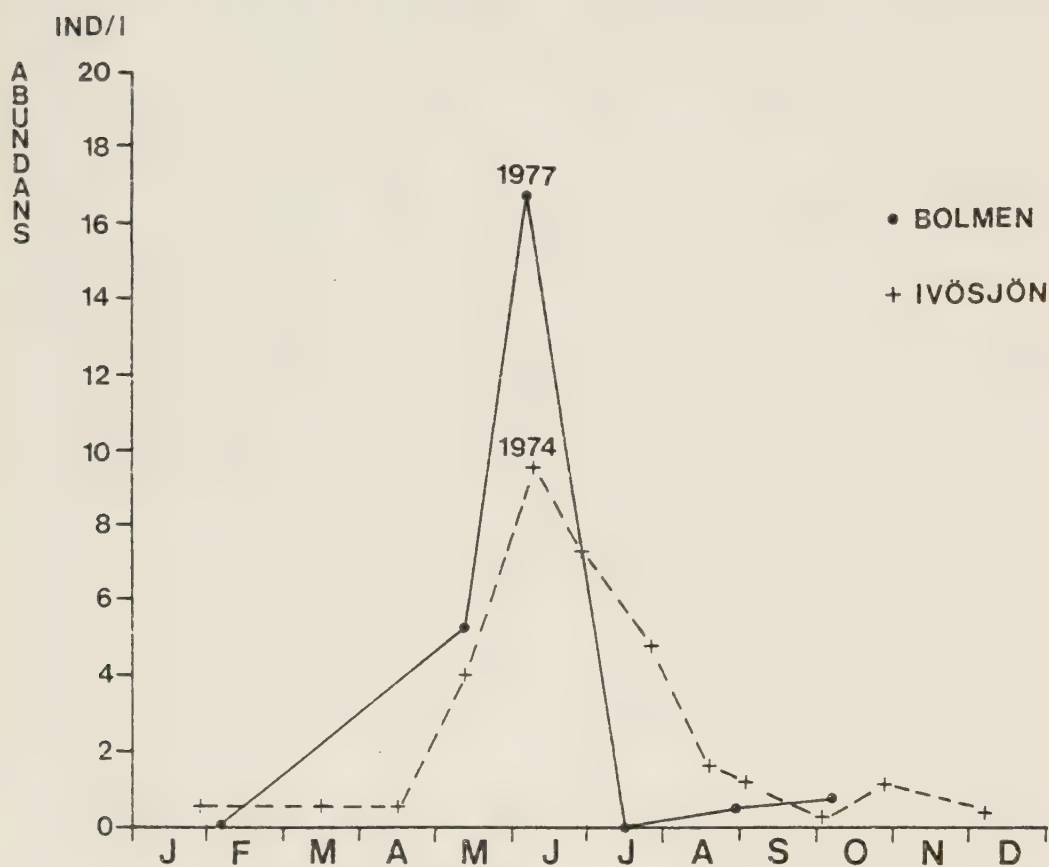
Stora Slavsjön karaktäriseras av mycket låga temperaturer och ett lågt predationstryck, vilket troligen bidragit till den ovanligt låga mortaliteten i dessa bestånd. De äldsta fångade fiskarna i dessa sjöar var 13 resp 14-somriga, vilket är den högsta åldern som konstaterats hos siklöjor. Laxfiskar har kort livslängd jämfört med andra fisksläkten inom det tempererade området. Sikløjans maximala livslängd överträffar flertalet av laxfiskarnas (Beverton & Holt 1959).

Sikløjans tillväxt i Bolmen ägde huvudsakligen rum under vår och försommar. Endast årsynglet förmådde uppvisa någon nämnvärd tillväxt under övriga perioder av året. Även i Ivösjön var årsynglets tillväxt koncentrerad till perioden maj-juli.

Sikløjans tillväxt i norra Tyskland och Polen var som regel förlagd till perioden maj till september eller till delar därav (Bauch 1949, Marciak 1962). Stagnationsperiodens längd och sjöns trofigrad i relation till hypolimnionvolymens storlek får här en avgörande betydelse för tillväxten, då den vuxna sikløjans utbredning under sommaren är begränsad till hypolimnion, i vilken födotillgång och syrehalt kan bli låga. Effekten av detta har studerats i Mochelsee (Bauch 1949). Tillväxten ägde rum före och efter skiktningssperioden, medan sikløjans *t o m* minskade i vikt under denna period. Som konstaterats i Ivösjön (Fig 33) intog sikløjans efter en längre tids stagnation mycket lite föda. Detta förhållande torde gälla alla skiktade sjöar med större bestånd av siklöja. Den negativa effekten på tillväxten av syrebrist under stagnationsperioden framgår även av, att västra Ivösjöns siklöja uppvisade en sämre tillväxt än centrala Ivösjöns (Fig 26, 40).

Orsaken till sikløjans snabba tillväxt under vår och försommar var framför allt, att *Bosmina coregoni* - sikløjans dominerande födoobjekt - då hade sin maximala abundans (Fig 43). En bidragande orsak var sannolikt också, att sjöns hela vattenvolym var tillgänglig för sikløjans innan skiktningen hade stabiliserats.

I samband med skiktningen sommartid förekom de större siklöjorna i hypolimnion i högre utsträckning än de mindre exemplaren (Fig 41). Liknande resultat har redovisats av Northcote & Rundberg (1970), Dembinski (1971), Almer (1979). Klarast framträdde denna vertikala storlekssegregation i Bolmen och Ivösjön vid en jämförelse mellan årsyngel och vuxna exemplar. Orsaken till dessa skillnader i preferenstemperatur mellan olika storleksklasser av fisk torde vara, att vid lika födoval och begränsad födotillgång optimerar de större fiskarna sin metabolism genom att uppsöka en lägre temperatur (Brett 1971, Elliott 1975).



Figur 43. Abundans av *Bosmina coregoni* i södra Bolmen under 1977 (•) och i centrala Ivösjön under år 1974 (+).

12. KONDITION

12.1 Inledning

För att möjliggöra beräkning av fångst_{NV} per ansträngning uttryckt i viktsenheter (Kap 10) har sambandet mellan längd och vikt studerats hos siklöjan.

Sambandet mellan längd och vikt ger möjlighet att jämföra vikten vid givna längder hos olika siklöjpopulationer eller hos samma population vid olika tidpunkter under året. En hög vikt för en given längd visar att konditionen är god, d v s att fiskarna är välnärda. Då riktningskoefficienten för regressionslinjen mellan längd och vikt (b) är storleksberoende har det varit nödvändigt att storleksindela materialet. Härvid har längdklasserna 100-139 (åldersgrupp 0+), 140-189 och 190-250 mm valts och vikten har bestämts för respektive klassers medellängd (Tab 21).

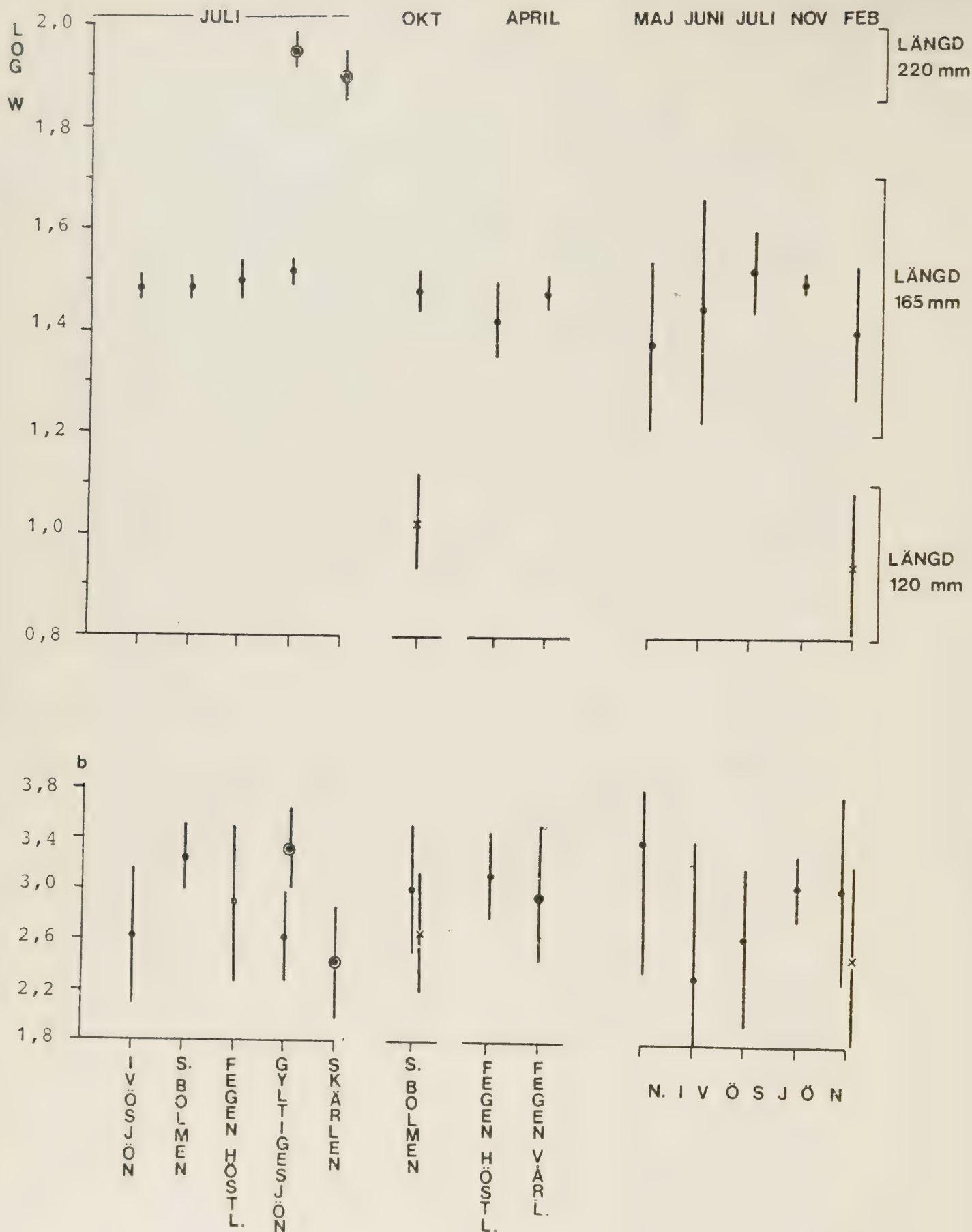
12.2 Resultat

I juli var konditionen i den mellersta storleksgruppen av siklöjor högre i Ivösjön än i Gyltigesjön (Fig 44, $p < 0,05$). I den största storleksgruppen var konditionen hos siklöjorna i Gyltigesjön högre än i Skärilen ($p < 0,01$). Det högre b -värdet för de största siklöjorna i Gyltigesjön jämfört med de mellanstora visar, att tillväxten med ökande storlek hos siklöjorna till allt mindre del sker genom längdtillväxt. Samma tendens kan konstateras vid en jämförelse av b -värdet hos den minsta och mellanstora storleksklassen av siklöja i södra Bolmen ($p < 0,01$).

I Ivösjön var konditionen hos siklöjorna låg i maj. Den steg sedan till sitt högsta värde i juli (Fig 44), men sjönk åter i samband med sommarstagnationens slut till samma nivå som i maj ($\log W_{165} = 1,40$, $n = 9$). På grund av få fiskar med högre medellängd än vid övriga tillfällen (> 190 mm) omöjliggörs en säker jämförelse, men resultaten torde ändå åter spegla en reell skillnad. Födomängden i magsäckarna var exempelvis mycket låg under denna period (Fig 33).

Sjö	Längdklass	Tidpunkt	Samband	r	n
S. Bolmen	100-139 mm	oktober	$W = 3 \cdot 10^{-5} \cdot L^{2.7}$	0.97	14
"	140-189	juli	$W = 2 \cdot 10^{-6} \cdot L^{3.3}$	0.97	39
"	"	oktober	$W = 7 \cdot 10^{-6} \cdot L^{3.0}$	0.89	38
C. Ivösjön	140-189	juli	$W = 4 \cdot 10^{-5} \cdot L^{2.6}$	0.92	15
N. Ivösjön	100-139	februari	$W = 6 \cdot 10^{-5} \cdot L^{2.5}$	0.90	15
"	140-189	februari	$W = 5 \cdot 10^{-6} \cdot L^{3.0}$	0.94	12
"	"	maj	$W = 7 \cdot 10^{-7} \cdot L^{3.4}$	0.94	12
"	"	juni	$W = 2 \cdot 10^{-3} \cdot L^{2.4}$	0.80	16
"	"	juli	$W = 5 \cdot 10^{-5} \cdot L^{2.6}$	0.90	29
"	"	november	$W = 5 \cdot 10^{-6} \cdot L^{3.1}$	0.96	45
Fegen					
höstlekande	140-189	juli	$W = 1 \cdot 10^{-4} \cdot L^{2.9}$	0.99	16
"	"	april	$W = 3 \cdot 10^{-6} \cdot L^{3.1}$	0.99	10
vårlekande	140-189	april	$W = 2 \cdot 10^{-5} \cdot L^{2.8}$	0.97	10
Skärilen	190-250	juli	$W = 3 \cdot 10^{-4} \cdot L^{2.4}$	0.94	25
Gyltigesjön	140-189	juli	$W = 5 \cdot 10^{-5} \cdot L^{2.6}$	0.91	10
"	190-250	juli	$W = 1 \cdot 10^{-6} \cdot L^{3.3}$	0.92	16

Tabell 21. Sambandet mellan längd och vikt under olika månader hos siklöja i Bolmen, Ivösjön, Fegen, Skärilen och Gyltigesjön. W betecknar vikten (gram), L total-längden (mm), r korrelationskoefficienten och n antalet undersökta fiskar. 95-% konfidensintervall för längdexponenten framgår av Fig 43.



Figur 44. Sikløjans vikt vid längderna 120, 165 och 220 mm samt tillväxtkonstanten b under olika perioder av året i de undersökta sjöarna. Vikten är bestämd enligt ekvationen $W = a \cdot L^b$ efter indelning av materialet i klasserna 100-139, 140-189 och 190-250 mm.

12.3 Diskussion

Konditionen hos samtliga i denna undersökning studerade siklöjpopulationer överträffas av mälarsikløjans, vars längd- och viktförhållanden presenterats av Svärdson (1976). Logaritmen för vikten vid längden 220 mm var i Mälaren i medeltal 2,00, vilket är signifikant högre ($p < 0,001$) än motsvarande värde i Gyltigesjön (1,94). Svärdson ansåg, att det fanns ett positivt samband mellan snabb tillväxt och hög kondition (Svärdson op cit). Resultaten från Mälaren är emellertid inte statistiskt säkerställda. En jämförelse av konditionen hos de olika populationerna i denna undersökning tyder på, att det vid en jämförelse mellan olika populationer föreligger ett negativt samband mellan kondition och tillväxt. Den högsta konditionen förelåg hos den långsamväxande siklöjan i Gyltigesjön och den lägsta konditionen hos den snabbväxande siklöjan i Skärilen.

Förändringarna under året hos en och samma population antyder ett positivt samband mellan kondition och tillväxt framför allt under vår och försommar. Den försämring i konditionen som under augusti konstaterades hos siklöjan i norra Ivösjön berodde sannolikt på födobrist och syreunderskott under stagnationsperiodens senare del. Konditionsförändringar betingas framför allt av variationer i fetthalt. Fettupplagringen påbörjas under våren och avslutas under sommaren (Lühmann 1955, Morawa 1958). I takt med gonadrenas utveckling sker sedan en successiv nedbrytning av fettvävnad, vilket är orsaken till att konditionen förblir densamma trots stora skillnader i fetthalt. Konditionsförsämring genom sänkning av fetthalten i samband med födobrist och syreunderskott under stagnationsperioden har tidigare konstaterats i nordtyska sjöar (Bauch 1949). Det är mycket sannolikt, att en liknande, eventuellt tillfällig, förändring av konditionen sker under stagnationsperiodens senare del hos de flesta sydsvenska siklöjpopulationer med hög abundans. Konditionen hos de undersökta siklöjpopulationerna i södra Sverige var omvänt proportionell mot respektive bestånds relativa abundans, vilket visar abundansens betydelse för konditionen (Fig 43, Tab 17).

13. VARIATIONER I ÅRSKLASSERNAS STYRKA HOS BOLMENS SIKLÖJA

13.1 Inledning

Ett stort antal tidigare undersökningar av siklöja har påvisat stora variationer i årsklassernas storlek (ex Järvi 1930, 1940, 1942a, b, Svärdson 1956, Aass 1972). Resultaten är dock baserade på fångst av fiskar äldre än 1 år. Mycket litet är känt om årsklassvariationerna hos yngel, liksom om effekterna av dessa variationer på tillväxt och mortalitet hos de olika åldersklasserna av siklöja. Tillväxtens abundansberoende har studerats hos andra fiskarter, medan däremot mortalitetens abundansberoende hos stimbildande fiskar tidigare aldrig studerats (Backiel & LeCren 1978). Undersökningarna i Bolmen har bedrivits med så små maskstorlekar, att siklöjynglets relativa abundans kunnat bestämma fr o m dess första höst. Härigenom har det varit möjligt, att bestämma såväl periodiciteten i variationerna i årsklassernas styrka som tillväxtens och mortalitetens abundansberoende för olika åldersklasser. Fortsättningsvis kommer en årsklass med många siklöjor att benämnas en stark årsklass, medan motsatsen benämnes en svag årsklass.

13.2 Resultat

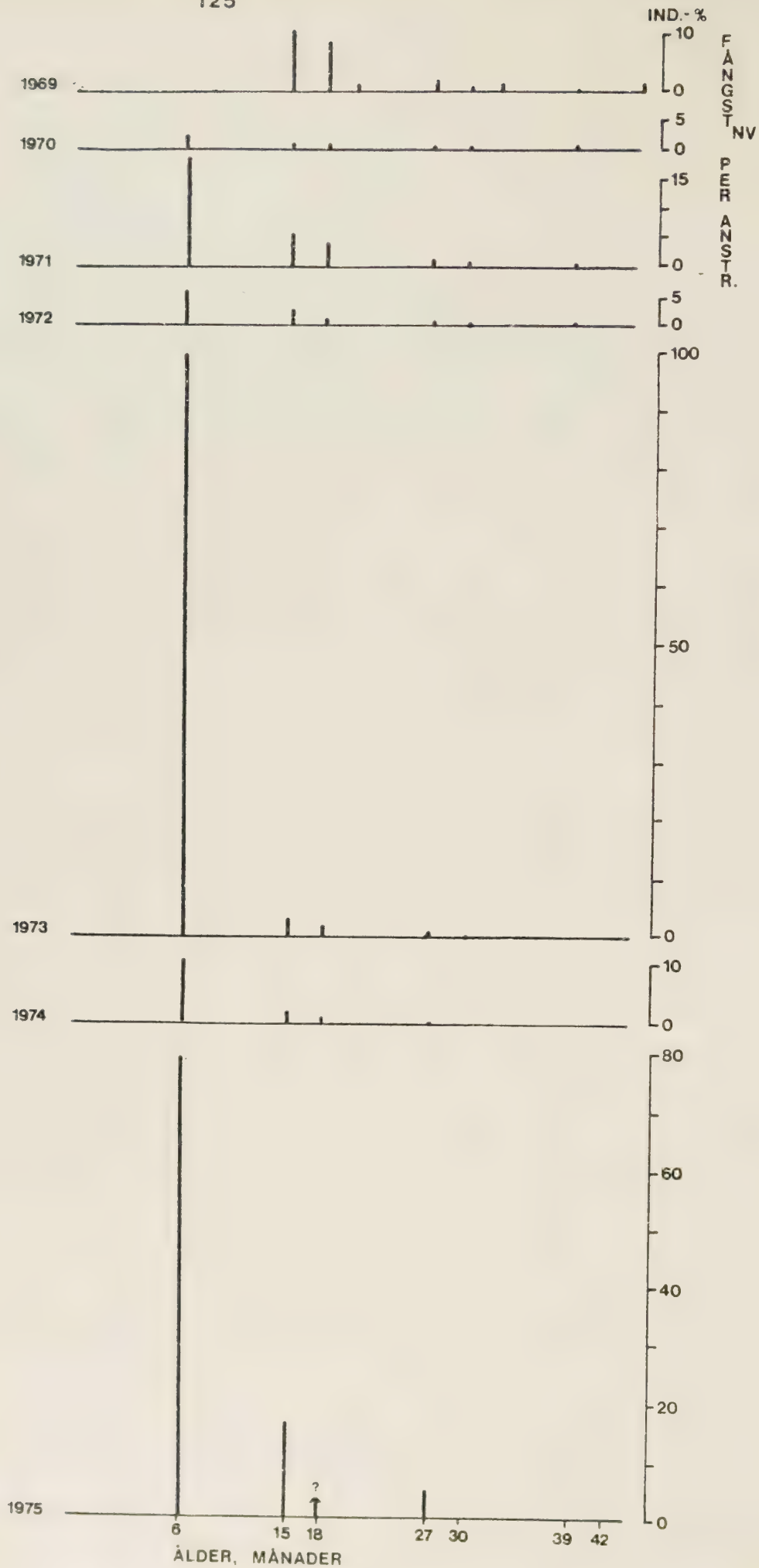
13.2.1 Variationer i årsklassernas styrka

Fångsten_{NV} per ansträngning under hösten av siklöjyngel i södra Bolmen varierade med i stort sett 10 gånger från år till år. Varannan årsklass var stark (1969, 1971 osv), medan årsklasserna däremellan var svaga (Fig 45, 46, Tab 22). Variationerna i årsklassernas styrka var mest framträdande under första hösten (Fig 46), varefter skillnaderna kraftigt avtog. När därför siklöjorna blev fångstbara i det traditionella fisket fr o m andra hösten vid 18 månaders ålder, var variationerna inte längre lika tydliga.

Inom gruppen av starka årsklasser förelåg betydande variationer i fångsten_{NV} per ansträngning. Framför allt avvek års-

åldersklass	Fångst _{NV} per ansträngning -----				medellängd --				medelvikt ----						
	antal -----		vikt -----		0+ I+ II+ III+		0+ I+ II+ III+		0+ I+ II+ III+		0+ I+ II+ III+				
	0+	I+ II+ III+	0+	I+ II+ III+	0+	I+ II+ III+	0+	I+ II+ III+	0+	I+ II+ III+	0+	I+ II+ III+			
1970 juli	-	140	0	0.0	-	3.34	0.00	0.00	-	153	-	-	23.7	-	-
okt.	37	110	0	0.0	0.41	3.00	0.00	0.00	122	160	-	11.1	27.2	-	-
1971 juli	-	5	29	0.0	-	0.13	1.04	0.00	-	155	173	-	24.7	35.7	-
okt.	260	2	7	0.0	1.93	0.05	0.26	0.00	105	161	173	-	7.4	27.8	34.0
1972 maj	-	76	4	1.8	-	1.20	0.13	0.08	-	112	155	-	8.8	24.8	-
juli	-	76	4	1.8	-	1.20	0.13	0.08	-	136	172	182	15.8	34.9	42.6
okt.	92	56	1	0.0	0.85	1.21	0.02	0.00	114	147	180	-	9.2	21.7	40.5
1973 maj	-	32	16	1.0	-	0.84	0.57	0.05	-	123	159	-	11.2	26.9	-
juli	-	32	16	1.0	-	0.84	0.57	0.05	-	158	174	-	26.2	36.4	-
okt.	1400	11	10	0.7	7.80	0.28	0.35	0.04	96	159	174	-	5.7	27.0	34.5
1974 maj	-	37	9	1.4	-	0.60	0.35	0.07	-	108	-	-	8.0	-	-
juli	-	37	9	1.4	-	0.60	0.35	0.07	-	137	179	194	16.4	40.0	52.2
okt.	150	22	0	0.0	1.65	0.58	0.00	0.00	121	158	-	10.8	26.3	-	-
1975 maj	-	28	7	1.0	-	0.68	0.24	0.12	-	127	156	-	12.3	25.3	-
juli	-	28	7	1.0	-	0.68	0.24	0.12	-	154	174	190	24.2	36.1	48.9
okt.	1100	8	0	0.0	8.68	0.20	0.01	0.00	106	153	173	-	7.7	24.1	34.0
1976 maj	-	237	6	0.0	-	4.76	0.22	0.00	-	116	154	-	9.6	24.1	-
juli	-	237	6	0.0	-	4.76	0.22	0.00	-	145	175	-	20.1	36.7	-
okt.	112	41	0	0.0	1.02	0.95	0.00	0.00	114	152	178	-	9.1	23.4	36.2
1977 maj	-	30	62	0.0	-	0.78	2.27	0.00	-	127	163	-	12.1	25.9	-
juli	-	30	62	0.0	-	0.78	2.27	0.00	-	157	174	-	25.8	36.6	-
okt.	1150	14	1	0.0	9.34	0.38	0.04	0.00	109	160	176	-	8.1	27.2	36.2

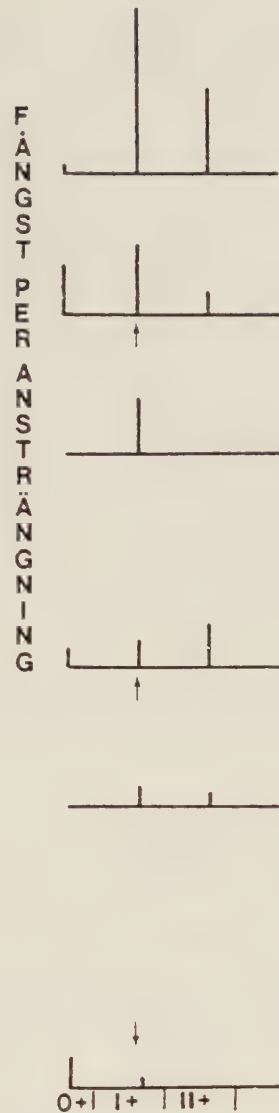
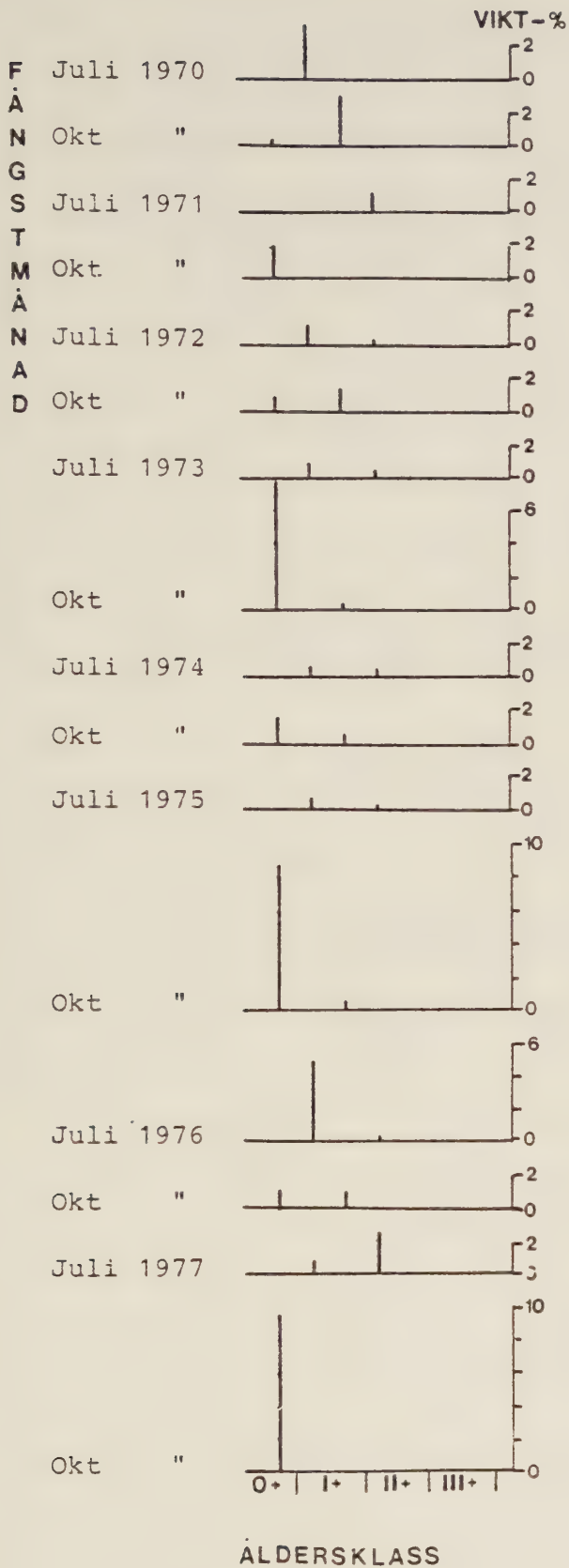
Tabell 22. Fångst_{NV} per ansträngning, medelvikt (gram) och medellängd (mm) av siklöja i södra Bolmen 1970 - 1977. Resultaten är baserade på 6 länkdyn per fisketillfälle 1970, 3 länkdyn 1971 och 9 länkdyn fr o m 1972.

Å
R
S
K
L
A
S
S

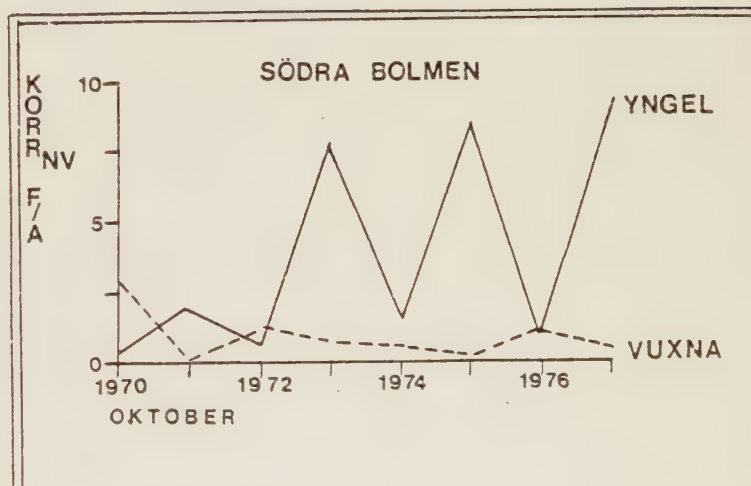
Figur 45. Fångst_{NV} per ansträngning (antal) av sikløjans årsklasser i södra Bolmen 1970-1975 i procent av största årsklassen.

SÖDRA BOLMEN

NORRA BOLMEN



Pilarna ↑ markerar de årsklasser i norra Bolmen, vilka förstärkts genom invandring (jmf åldersklass 0+ ett år tidigare).



Figur 46. Fångst_{NV} per ansträngning (vikt) av sikløjans årsklasser i södra Bolmen 1970-1977 och i norra Bolmen 1970-1975. Den infällda bilden visar fångst_{NV} per ansträngning av yngel och vuxna fiskar i södra Bolmen.

klass 1971 genom sin relativa fåtalighet. Årsklassens låga medellängd (Tab 22) och övriga åldersklassers svaga tillväxt (Fig 47) liksom den låga zooplanktonabundansen under denna period (Fig 37) tydde på, att andra faktorer än siklöjynglets talrikhet vid detta tillfälle begränsade tillgången på näring. Den starka årsklassen 1973 hade en mycket låg medellängd under första hösten och decimerades kraftigt under första vintern eller våren (Fig 47). Årsklassen 1975 var talrik t o m sin 3:e sommar, men var praktiskt taget försvunnen på hösten samma år. Antalet äldre fiskar i fångsterna var mycket litet och endast enstaka fiskar torde överlevt sin 3:e höst.

Resultaten från 3 års undersökningar i Gyltigesjön inklusive åldersbestämning av fiskar t o m 13 års ålder visade, att de enda starka årsklasser som konstaterats i sjön under perioden 1965-1975 kläcktes åren 1967 och 1974.

13.2.2 Tillväxtens beroende av populationsstorleken

Tillväxtvariationerna mellan år hos de yngre siklöjorna var betydande (Fig 47). Variationerna uppvisade samma mönster som växlingarna mellan starka och svaga årsklasser (Fig 46). Detta samband kunde iakttagas t o m siklöjornas andra sommar, varefter variationerna i tillväxt mellan år minskade.

Sambandet mellan årsynglets tillväxt och abundans har åskådliggjorts genom att avsätta årsynglens medelvikt i oktober mot fångsten_{NV} per ansträngning vid samma tidpunkt (Fig 48). Tillväxtens beroende av årsklassernas styrka var mest framträdande för svaga årsklasser. Vid mycket starka årsklasser minskade tillväxtens abundansberoende och medelvikten i oktober närmade sig asymptotiskt en vikt av mellan 5 och 6 gram. Årsynglets tillväxt var oberoende av mängden vuxna fiskar (Tab 23 A). Inget signifikant samband förelåg mellan ynglets tillväxt och fångsten_{NV} per ansträngning av vuxna fiskar.

Det var inte enbart årsynglets tillväxt som var beroende av populationsstorleken. Under perioden juli - oktober var tillväxten hos siklöjorna i åldersklassen I+ omvänt proportionell

	Ind. medeltillväxt hos åldersklass			Fångst/ansträngning av åldersklass				
	0+	I+	II+	0+	I+	II+	$\geq$ I+	$\geq$ 0+
Variabler:	Y(1)	Y(2)	Y(3)	X(1)	X(2)	X(3)	X(4)	X(5)

A. Perioden juli-oktober (årsynglets tillväxt beräknad fr o m kläckningen och dess fångst/ansträngning enbart bestämd i oktober)

	X(1)	X(2)	X(3)	X(4)	X(5)	n	R
Y(1)	-0,67 ^x			+0,48	-0,59	8	
Y(2)	-0,68 ^x	0		0	-0,75 ^x	8	
Y(3)	-0,52	0	0	0	-0,51	6	
Y(1) =	9,5 - 2,5 log X(1) + 0,3 log X(4)						0,56
Y(2) =	6,0 - 5,1 log X(1) - 5,7 log X(4)						0,49

B. Perioden oktober-maj (fångst/ansträngning bestämd i oktober och juli).

	X(1)	X(2)	X(3)	X(4)	X(5)	n
Y(1)	0	+0,81 ^x		+0,84 ^x	0	6
Y(2)	0	+0,87 ^x		0	+0,89 ^x	5

C. Perioden maj-juli (fångst/ansträngning bestämd i juli).

	X(1)	X(2)	X(3)	X(4)	X(5)	n
Y(2)	+0,79 ^x	0	+0,54	0	+0,81 ^x	7
Y(3)	-0,64	+0,77	-0,81 ^x	+0,38	-0,54	5

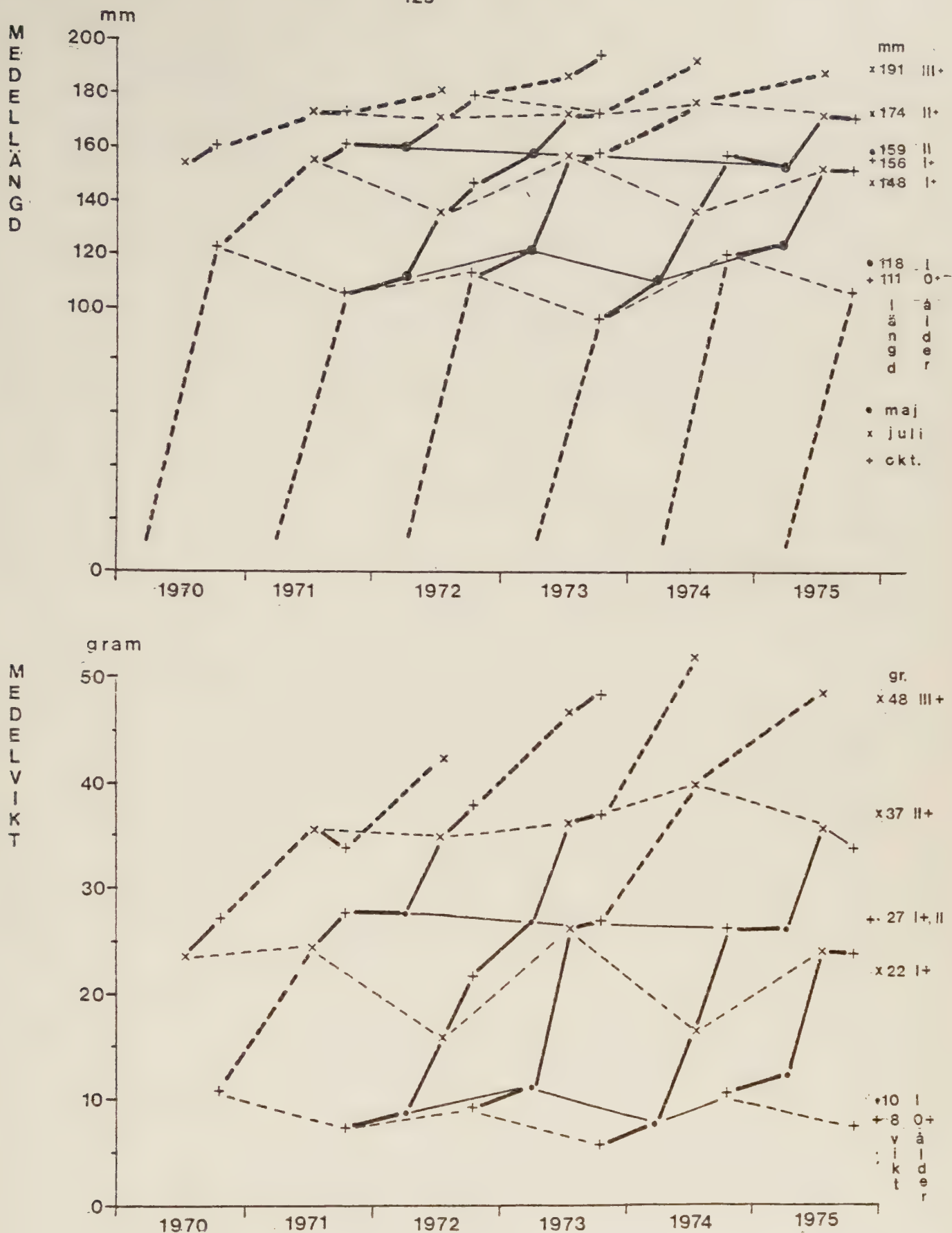
D. Perioden oktober-juli

	X(1)	X(2)	X(3)	X(4)	X(5)	n	R
Y(1)	-0,37	+0,62		+0,58	0	7	
Y(2)	0	0		0	+0,36	7	
Y(1) =	14,3 + 1,8 log X(1) + 7,3 log X(4)						0,48

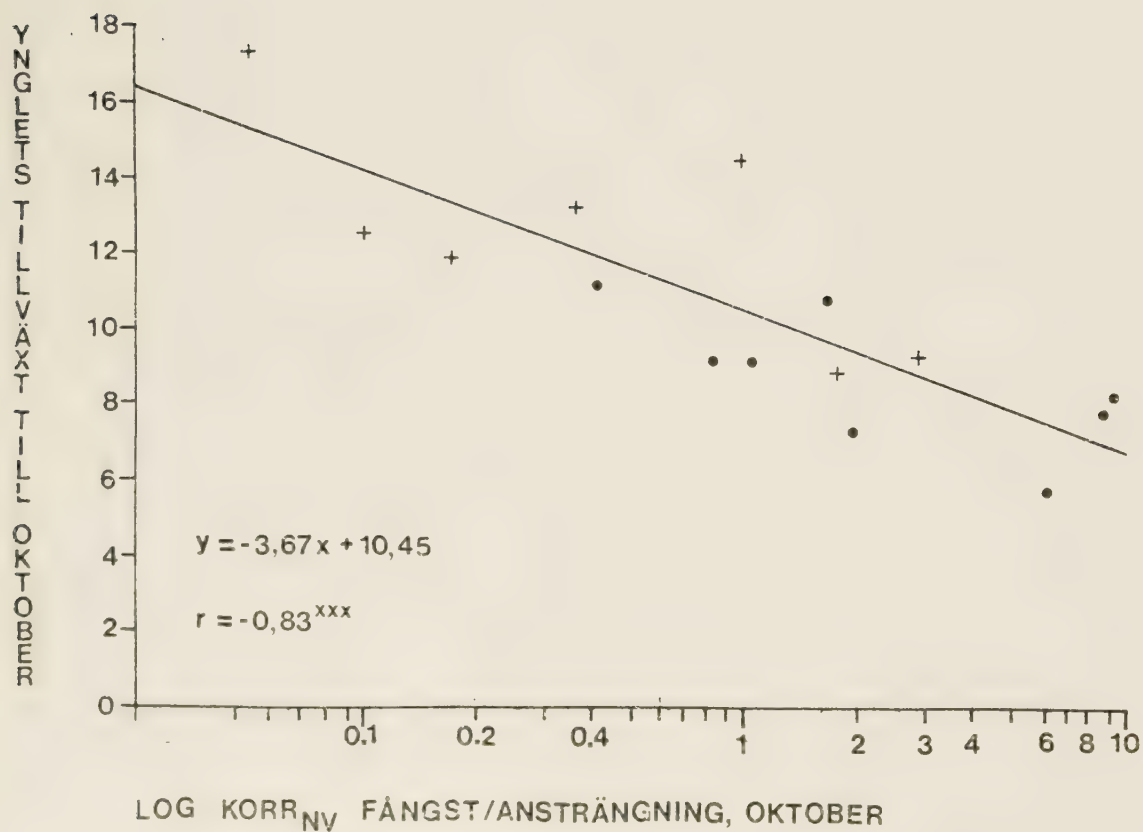
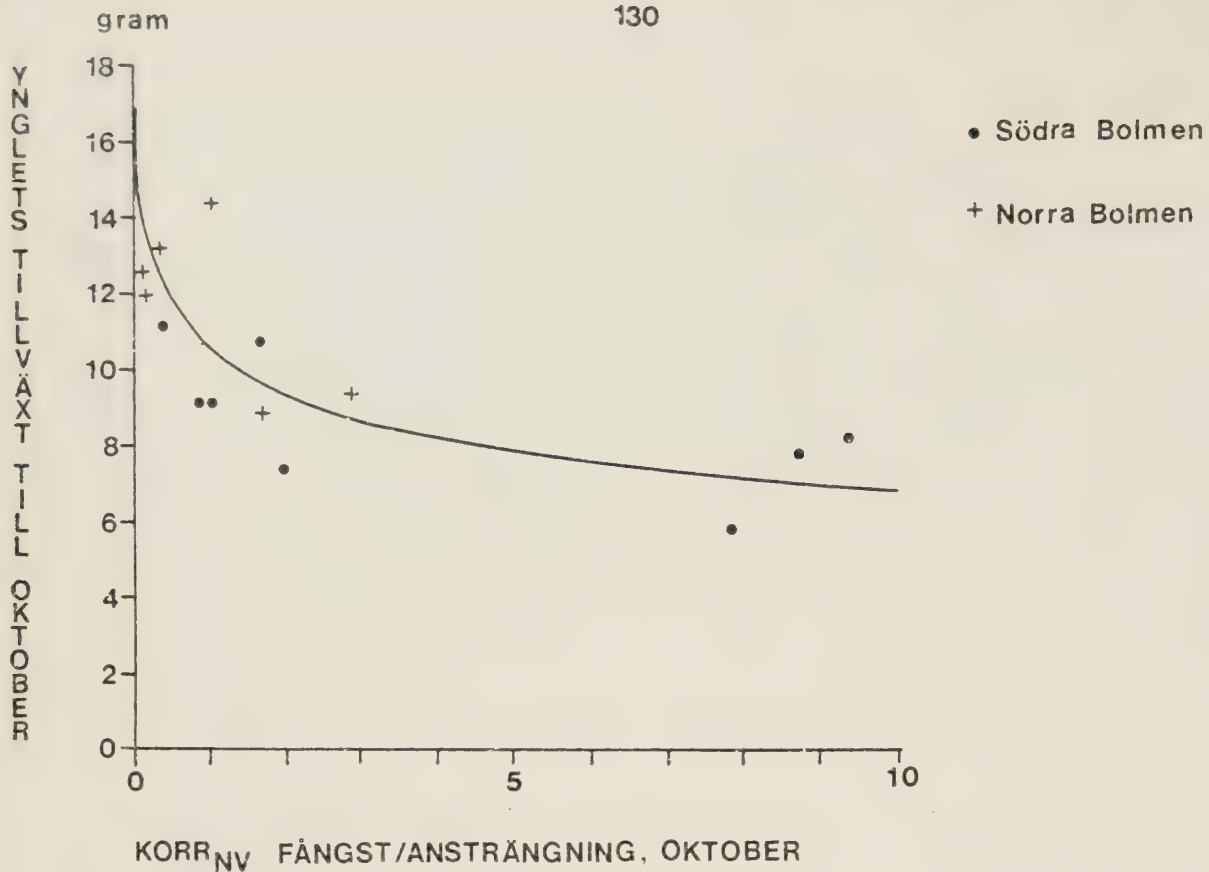
E. Perioden juli-juli (årsynglets tillväxt beräknad från kläckningen).

	X(1)	X(2)	X(3)	X(4)	X(5)	n	R
Y(1)	-0,54	+0,67		+0,60	-0,36	7	
Y(2)	-0,34	0		0	-0,39	7	

Tabell 23. Korrelationskoefficienten (r) för det linjära sambandet mellan fångst_{NV} per ansträngning (vikt) och den individuella medeltillväxten (vikt) hos olika åldersklasser av siklöja i södra Bolmen 1970-1977. Medellängden i juli och oktober har bestämts på nätfångad siklöja (korrigerad för nätselektivitet och fångstdjup) och i maj genom tillbaka räkning av fiskens längd vid årsringsanläggningen. Omräkningen av längddata till viktdata har skett enligt Tab 21. Årsklasserna definieras med utgångspunkt från resp periods början. Korrelationskoefficienter absolut lägre än 0,3 har markerats med 0.

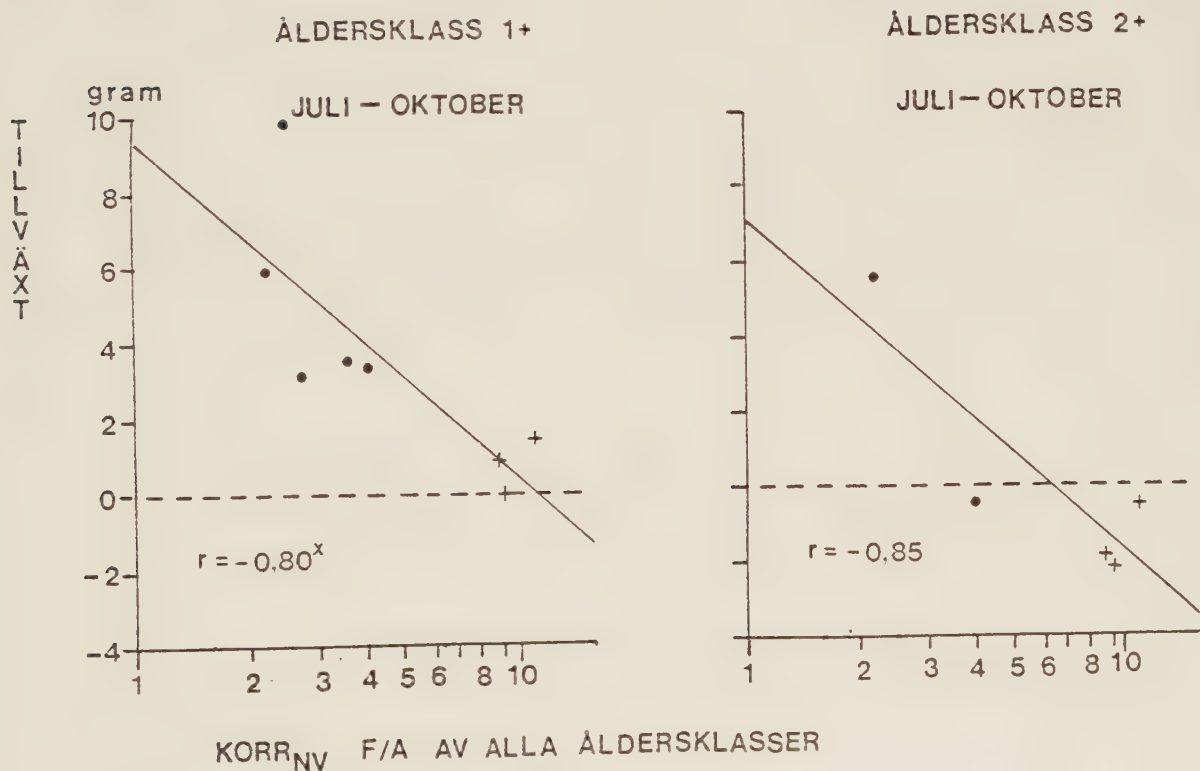
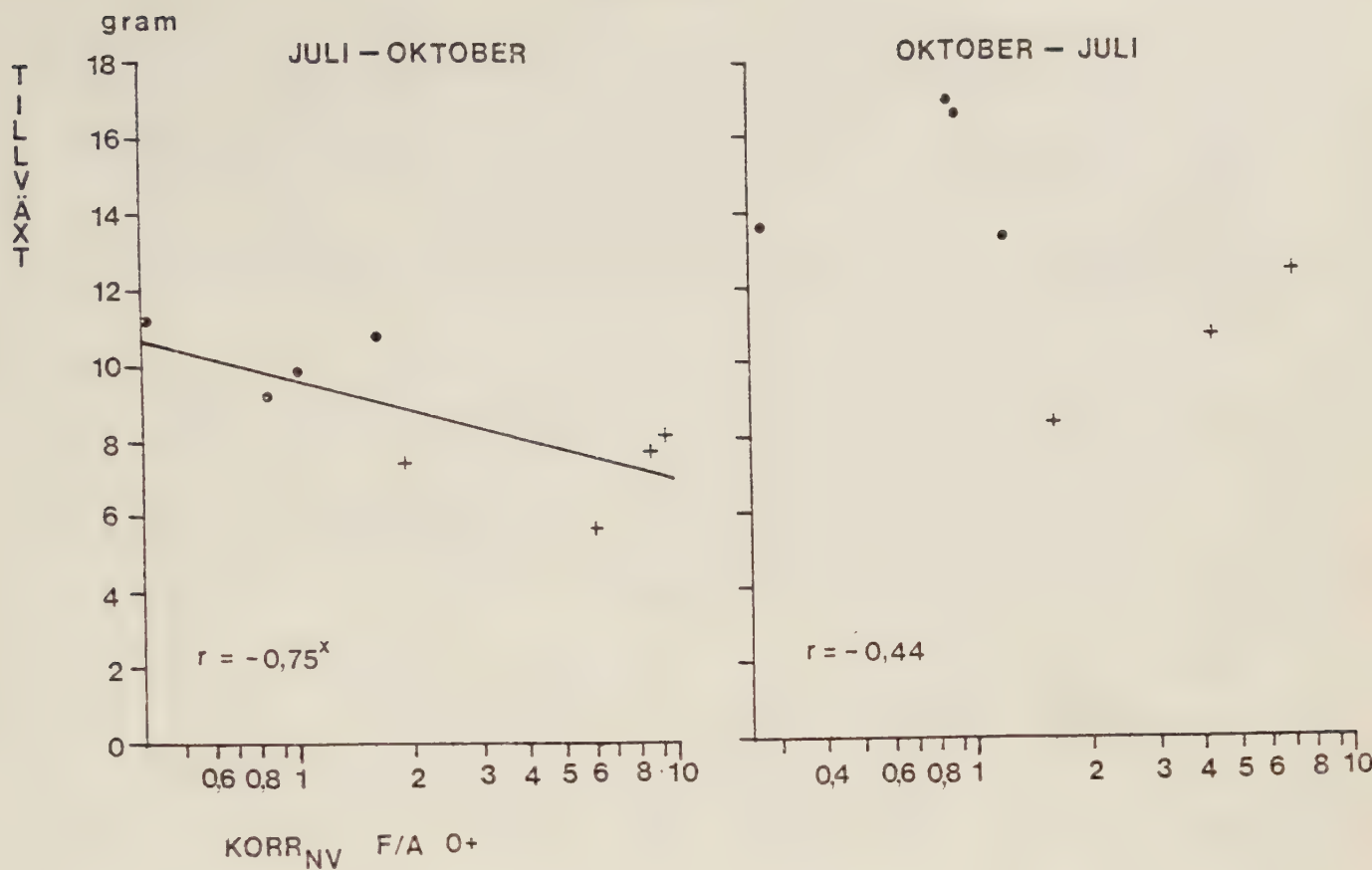


Figur 47. Tillväxten (längd och vikt) av siklöja i södra Bolmen 1970-1975 under olika perioder av året hos olika åldersklasser (sammanbundna av tunna linjer) och årsklasser (sammanbundna av tjocka linjer). Medellängd och medelvikt under perioden för olika åldrar i maj (•), juli (x) och oktober (+) har markerats i figurens högra del. Tjock, streckad linje markerar att längdbestämning ej kunnat utföras då årsklassen saknats i materialet.



Figur 48. Linjär regression mellan tillväxt till oktober och fångst_{NV} per ansträngning (vikt) av yngel i oktober i södra Bolmen 1970-1977 och i norra Bolmen 1970-1976.

ÅLDERKLASS 0+



Figur 49. Linjär regression mellan den individuella medeltillväxten och fångst_{NV} per ansträngning (vikt) beträffande olika åldersklasser av siklöja i södra Bolmen under olika perioder av året. Punkter och kryss markerar svaga (•) resp starka (x) årsklasser.

mot storleken av yngelårsklassen (Tab 23, Fig 49, $p < 0,05$). Tillväxten uppgick under denna period till omkring 2 gram per månad hos ynglet och till 0,2 - 2 gram per månad hos de vuxna fiskarna. Tillväxten hos de vuxna fiskarna uppvisade ett visst samband även med fångsten_{NV} per ansträngning av vuxna fiskar, men sambandet var ej signifikant (multipel regressionsanalys Tab 23 A).

Under perioden från oktober till tidpunkten för årsringens anläggning omkring förste maj var tillväxten liten, speciellt för de större fiskarna och uppgick till mindre än 0,5 gram per månad (Fig 51). Inga signifikanta samband förelåg mellan tillväxt och fångst_{NV} per ansträngning (Tab 23 B).

Under perioden maj till juli var tillväxten snabb hos åldersklasserna I+ och II+ och uppgick till omkring 3 gram per månad. Tillväxten hos det strax efter islossningen kläckta siklöjynglet är inte närmare känd i Bolmen, men genom enstaka fångster i juli kan fastslås, att medeltillväxten hos ynglet i svaga årsklasser maximalt kan uppgå till 2 gram per månad. Den stora individantalet hos yngelårsklassen gör, att den samlade biomassan hos ynglet snabbt blir mångdubbelt större än biomassan hos de övriga åldersklasserna (jmf Fig 46). Trots detta var tillväxten under maj till juli hos åldersklasserna I+ oberoende av abundansen av yngel liksom av abundansen av vuxna siklöjor (Tab 23 C). Detta förhållande står i skarp kontrast till situationen under den påföljande 3-månadersperioden.

Tillväxten beräknad för hela perioden oktober till juli var för alla åldersklasser oberoende av relativa abundansen (Tab 23 D).

13.2.3 Mortalitetens beroende av populationsstorleken

Mortaliteten $(-(\ln N_2 - \ln N_1)/t_2 - t_1)$ under juli till oktober för åldersklass I+ var positivt korrelerad ($p < 0,05$) med fångsten_{NV} per ansträngning av årsyngel (Tab 24, Fig 50). Det negativa sambandet mellan mortalitet och fångst_{NV} per ansträng-

	Mortalitet hos åldersklass			Fångst/ansträngning av åldersklass				
	0+	I+	II+	0+	I+	II+	≥I+	≥0+
Variabler:	Y(1)	Y(2)	Y(3)	X(1)	X(2)	X(3)	X(4)	X(5)

A. Perioden juli-oktober. Årsynglets abundans bestämd i oktober

	X(1)	X(2)	X(3)	X(4)	X(5)	mortal.	n	R
Y(2)	+0,77 ^x	-0,77 ^x	0	-0,64	-0,70	0,24	7	
Y(2) =	0,2 + 0,2 log X(1) - 0,2 log X(4)							0,83

B. Perioden oktober-juli.

	X(1)	X(2)	X(3)	X(4)	X(5)	mortal.	n	R
Y(1)	+0,83 ^x	0		0	+0,92 ^{xx}	0,20	6	
Y(2)	-0,94 ^{xx}	+0,56		+0,63	-0,91 ^x	0,07	6	
Y(3)	-0,84 ^x	+0,79		+0,80	-0,72	0,16	6	
Y(1) =	0,2 + 0,3 log X(1) + 0,2 log X(4)							0,46
Y(2) =	0,1 + 0,0 log X(1) + 0,2 log X(4)							0,56
Y(3) =	0,1 - 0,1 log X(1) + 0,1 log X(4)							0,88 ^{xx}

C. Perioden juli-juli. Fångst/ansträngning av årsyngel bestämd i oktober.

	X(1)	X(2)	X(3)	X(4)	X(5)	mortal.	n
Y(2)	0	0		0	0	0,13	7

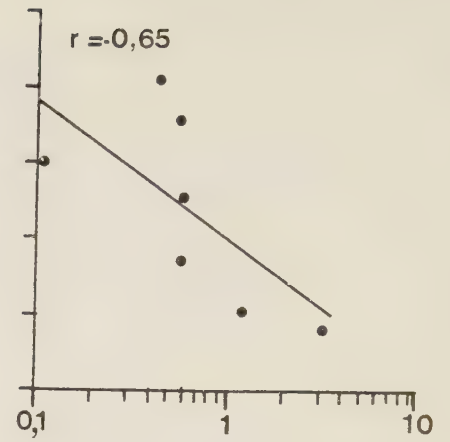
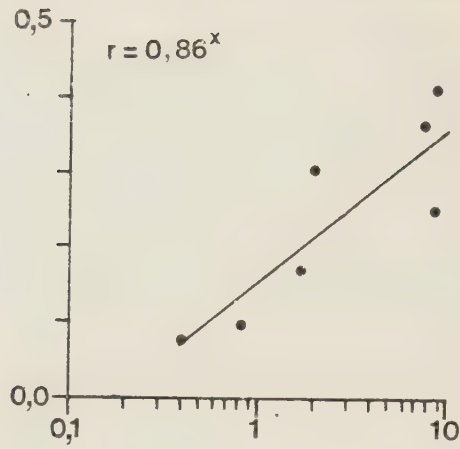
D. Perioden oktober-oktober.

	X(1)	X(2)	X(3)	X(4)	X(5)	mortal.	n
Y(1)	+0,60	0		-0,43	+0,54	0,22	6
Y(2)	+0,44	0		0	+0,42	0,25	6

Tabell 24. Korrelationskoefficienten för sambandet mellan fångst_{NV} per ansträngning och mortalitet per månad ($\ln N_2 - \ln N_1 : t_2 - t_1$) för olika åldersklasser av siklöja i södra Bolmen 1970-1977. Åldersklasserna definieras med utgångspunkt från resp periods början. Korrelationskoefficienter absolut mindre än 0,3 har markerats med 0.

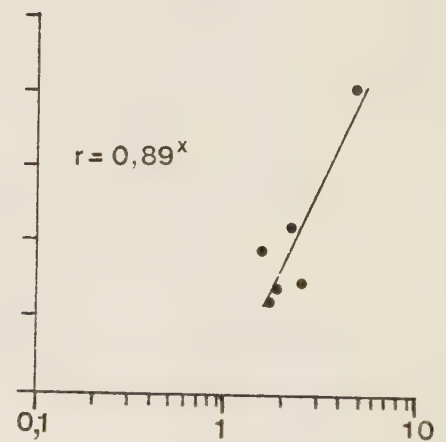
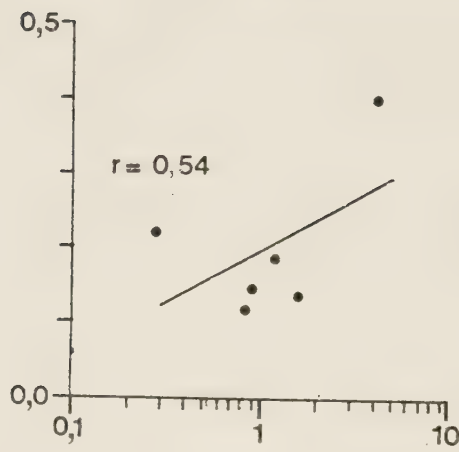
JULI - OKTOBER

MORTALITET I+

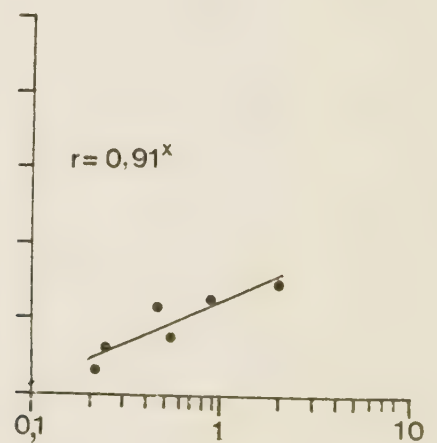
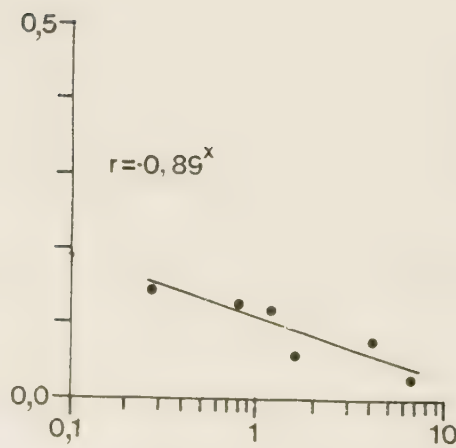
KORR_{NV} FÅNGST/ANSTRÄNGNING
0+ I+

OKTOBER - JULI

MORTALITET 0+

KORR_{NV} FÅNGST/ANSTRÄNGNING
0+ ≥ 0+

MORTALITET ≥ 1+

KORR_{NV} FÅNGST/ANSTRÄNGNING
0+ ≥ 1+

Figur 50. Linjär regression mellan momentana dödligheten och relativa abundansen hos olika åldersklasser av siklörja i södra Bolmen under olika perioder av åren 1970-1977.

ning av åldersklass I+ var skenbart och orsakat av, att det parallellt med en stark yngelårsklass oftast förekom en svag årsklass av 2-somriga fiskar.

Under perioden oktober till juli var årsynglets mortalitet positivt korrelerad med fångst_{NV} per ansträngning av en egna årsklassen (Tab 24; $p < 0,05$). De vuxna fiskarnas mortalitet var negativt korrelerad med fångsten_{NV} per ansträngning av yngel av samma skäl som nämnts ovan beträffande åldersklass I+ ($p < 0,05$).

Under perioden oktober till juli var de vuxna fiskarna under olika perioder utsatta för konkurrens från två på varandra följande yngelårsklasser. Då dessa alltid utgjordes av en stark och en svag årsklass blev den sammanlagda effekten på mortaliteten i stort sett densamma under alla år.

Mortaliteten var högst under perioden juli till oktober (Fig 50). Under perioden oktober till juli var mortaliteten högre för åldersklassen 0+ än för de vuxna fiskarna. Med stor sannolikhet var förhållandet detsamma under perioden juli till oktober. Mortaliteten för fiskar äldre än I+ var under sommaren i genomsnitt 0,8 mot 0,24 för åldersklassen I+. För hela perioden juli till juli var motsvarande siffror 0,18 resp 0,11.

13.3 Diskussion

Hos fiskar har långperiodiska och mer eller mindre cykliska variationer i populationsstorleken beskrivits hos stör, sill, lax, torsk m fl arter (Nikolskii 1963, 1969) liksom hos sik, gös och röding (Svårdson 1976). Orsaken till variationerna har oftast varit klimatvariationer eller förekomsten av enskilda starka årsklasser, vilka uppkommit tack vare gynnsamma väderleksbetingelser vid eller strax efter leken (op. cit.).

De konstaterade beståndvariationerna hos siklöjan i Bolmen skiljer sig från de ovan nämnda genom sin regelbundenhet och korta periodlängd. De överensstämmer emellertid med de beståndsvariationer som konstaterats hos indianlax (Krogus 1961,

Johnsson 1965, Goodlad et al 1974). Orsaken till indianlaxens bestandsfluktuationer anses vara, att antalet yngel är proportionellt mot antalet lagda romkorn. Dessa kläcks i sjöars tillflöden, varefter ynglet utvandrar till sjön, där det stannar 1-2 år under förhållanden vilka mycket liknar sikløjans. Därefter utvandrar fiskarna till havet för att sedan återvända till lekbacken efter ytterligare några år. Någon interaktion mellan unga och vuxna fiskar kan ej ske eftersom de vistas i olika biotoper, varför den abundansberoende mortaliteten enbart verkar mellan de unga fiskarna. De starka årsklasserna är därför fortfarande dominerande vid återkomsten till hembäcken och ger upphov till en ny stark årsklass. De olika åldersklasserna av siklöja lever däremot praktiskt taget hela sitt liv i samma biotop och är, som visats med resultaten från Bolmen, utsatt för en betydande populationsberoende mortalitet, vilken i varierande utsträckning verkar mellan alla åldersklasser. Trots att siklöjan i Bolmen leker redan under sitt andra år, har skillnaderna i populationsstorlek mellan olika årsklasser då kraftigt reducerats, och det finns inte något samband mellan antalet yngel och antalet lekande fiskar året innan. Förklaringen till indianlaxens bestandsfluktuationer tycks därför inte vara giltig för siklöja.

Siklöjan är känd för stora variationer i bestandsstorlekarna. Trybom (1899, 1901) konstaterade detta vid undersökningar i småländska sjöar och Ekman (1903) fann samma förhållande i Vättern. Här kunde dock åren med goda fångster vara i ett decennium innan de avlöstes av ungefär lika många år med dåliga fångster. Långperiodiska bestandsfluktuationer har även konstaterats i Vänern (Almer 1974) och i Bottenvikens kustområden (Svärdson 1966) och torde bero på variationer i klimatet (jfr Nikolskii 1969). Vid kortperiodiska bestandsfluktuationer hos siklöja är i de flesta fall varannan till var fjärde årsklass stark. Sådana variationer har konstaterats inom hela utbredningsområdet för *Coregonus a. albula* (Huitfeldt-Kaas 1927, Järvi 1930, 1940, 1942a, b, Cornelius 1934, Molin 1945, Bauch 1949, Svärdson 1956, 1964, 1966, Airaksinen 1967, Zawisza & Backiel 1970, Aass 1972, Nissinen 1972) och för *Coregonus a. sardinella* (Nikolskii 1961, Pokrovski 1961, Ustyugov 1972). Flera av dessa författare anger också förekomsten av enstaka sikløjbestånd, vilka saknar regelbundna bestandsvariationer. Uppgifterna har emellertid baserats på fångst av vuxna fiskar,

och en populationsstorleksberoende mortalitet kan ha gjort att variationerna i ynglens beståndsstorlek inte var urskiljbar hos de vuxna fiskarna. Speciellt är detta fallet när flera årsklasser ingår i fångsterna.

När snabba cykliska beståndsvariationer förekommer är periodiciteten oftast stabil. Siklöjpopulationen i Mjösa undersöktes under längre perioder såväl på 1920- som på 1960-talet och cykeln har alltid varit 3-årig (Aass 1972). I Bolmen har den 2-åriga cykeln upprepats fem gånger under perioden 1969-1978.

Beståndsvariationernas periodlängd är korrelerad med fiskens lekålder. Liksom i Bolmen har populationer som leker under sitt andra år ha starka årsklasser vartannat år (Järvi 1942a, Nissinen 1972, Airaksinen 1967), medan populationer med lek först under tredje året har starka årsklasser vart tredje år (Svårdson 1956, Aass 1972). Nordliga bestånd med ännu senare lekålder har betydligt mer långperiodiska och oregelbundna beståndsfluktuationer (Ekman 1903, Ustyogov 1972). Populationsvariationernas periodicitet kan bero på skillnader i populationernas tillväxthastighet, vilken bestäms av bl a lekålder, fekunditet och rompredation (May 1976). De två förstnämnda av dessa faktorer är starkt beroende av näringstillgången speciellt under sommaren (Nikolskii 1969). Genom förändringar i populationernas tillväxthastighet kan beståndsstorleken variera från ett stabilt tillstånd (d v s ingen variation) över stadier med cyklisk variation med olika perioder till oregelbundna variationer med mycket få starka årsklasser.

Hos sikløjans yngel och i viss mån hos de vuxna fiskarna under sommaren förelåg ett negativt samband mellan individuell tillväxt och populationsstorlek (Fig 49). Samma förhållande har konstaterats hos indianlaxens insjöstadium, vilket liksom siklöjan uteslutande lever av zooplankton och under sommarstagnationen är bundet till hypolimnion (Foerster 1944, Johnson 1956, 1961, 1965, Krogus 1962, Goodlad et al 1974). Även för öringyngel och för vuxna exemplar av karp och abborre har tillväxten visat sig vara beroende av populationens storlek (Backiel & Le Cren 1966, Pivnicka & Svátora 1976). Hos de flesta fiskarter är dock tillväxt och abundans under normala förhållanden antingen positivt korrelerade som hos abborr-, sik- och laxyngel eller helt okorrelerade (Ivlev 1955 och Backiel & Le Cren 1966). Det negativa sambandet mellan tillväxt och

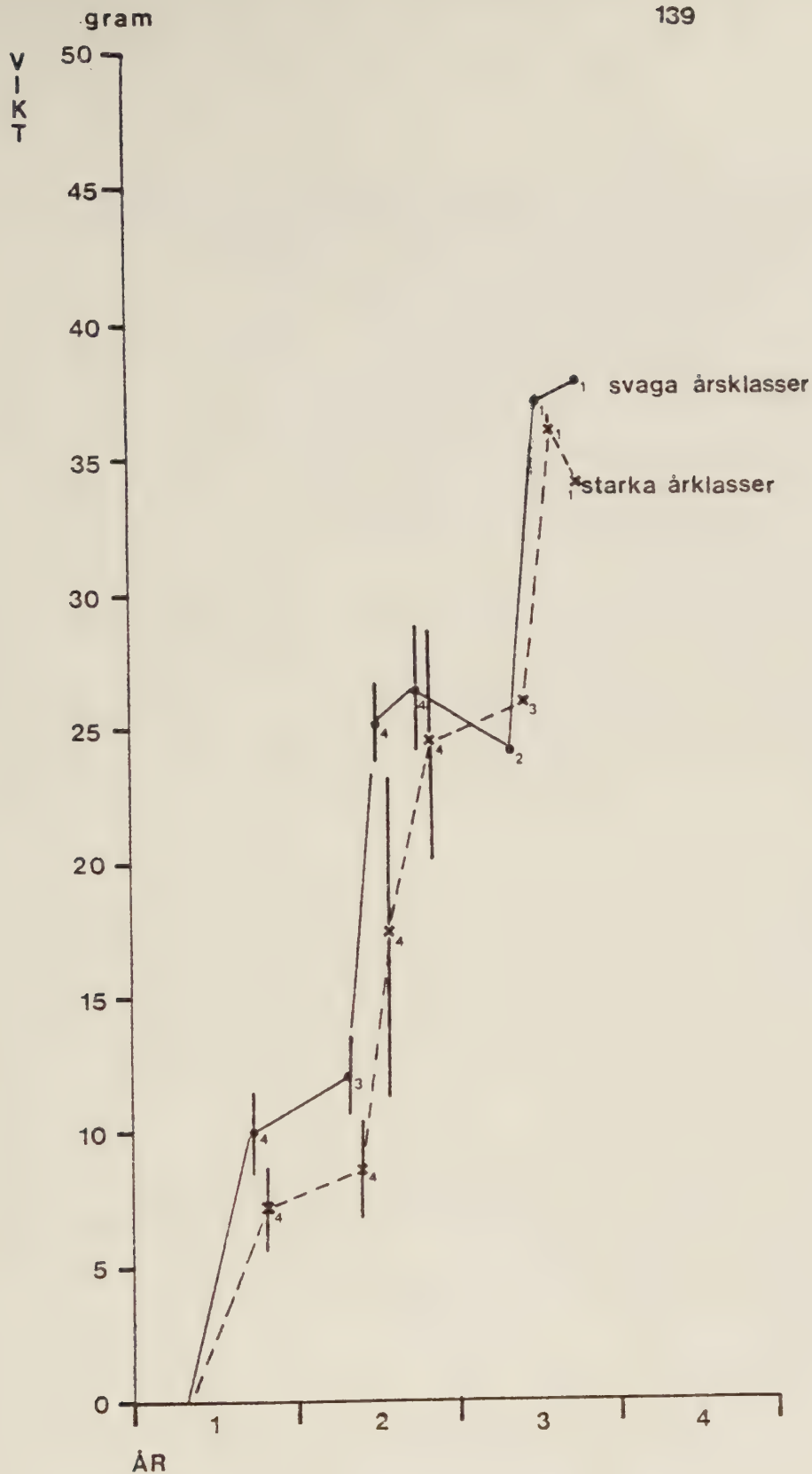
abundans hos siklöja och sötvattensstadiet av indianlax förklaras av, att dessa arter har ett mycket begränsat födoval samtidigt som de inom sin födonisch är mycket effektiva och i väsentlig grad påverkar förekomsten av sina födoobjekt. De flesta andra arter har ett bredare näringsspektrum, varigenom effekten på näringsorganismerna blir mindre markerad och den intraspecifika konkurrensen därigenom minskar.

En abundansberoende mortalitet hos stimbildande fiskar har ansetts sannolik, men några belägg för dess förekomst har tidigare ej presenterats (Backiel & Le Cren 1978).

De starka siklöjyngelårsklassernas nedbetning av zooplanktonbestånden under sommaren försämrade inte bara ynglets tillväxt utan hindrade också all tillväxt hos de större siklöjorna (Fig 49). Under övriga årstider inverkade inte yngelårsklassernas storlek på tillväxten. Ynglets tillväxt var inte i mätbar utsträckning beroende av mängden vuxna fiskar. De vuxna fiskarnas tillväxt var å andra sidan mera beroende av ynglets biomassa än av de vuxna fiskarnas biomassa.

Vid flera tillfällen fanns ett positivt samband mellan tillväxten hos siklöja och fångsten_{NV} per ansträngning av vuxna fiskar (Tab 23). Dessa samband var emellertid skenbara och orsakade av, att det vid riklig förekomst av 2-somriga fiskar i de flesta fall förekom svaga yngelårsklasser beroende på den två-åriga periodiciteten i växlingarna mellan svaga och starka årsklasser.

Den intraspecifika näringskonkurrensen hos siklöja ledde till, att de svaga årsklasserna under första sommaren fick en - jämfört med de starka årsklasserna - betydligt bättre tillväxt. Detta försprång behölls fram till mitten av andra sommaren (Fig 51). Den svaga årsklassen (nu I+) konkurrerade då med en stark yngelårsklass (0+), varvid tillväxten hos den förstnämnda årsklassen uteblev. Den starka årsklassen däremot, med en under första sommaren dålig tillväxt, konkurrerade under andra sommaren med en svag yngelårsklass. Härvid fick de 2-somriga siklöjorna en så snabb tillväxt, att de mot slutet av sin andra sommar var lika stora som den svaga årsklassens siklöjor efter lika lång tid. Detta förhållande gällde fram till nästa sommar, de denna periodicitet i tillväxten började återupprepas.



Figur 51. Tillväxten hos svaga (•) och starka (x) årsklasser av siklöjan under olika delar av året 1970-1977 i södra Bolmen. De små siffrorna i figuren anger antalet årsklasser och de vertikala linjerna det 95 % konfidensintervallet. Vikten i juli och oktober har bestämts på nätfångade fiskar efter korrektion för nätens längdselektion. Vikten i maj har bestämts efter tillbakaräkning på fjäll hos siklöja fångad i juli. Överföringen av längddata till viktdata har gjorts enligt Tab 21.

Även beträffande mortalitetens beroende av populationsstorleken förelåg god överensstämmelse mellan siklöja och sötvattenssta-diet av indianlax (Johnson 1965, Thorne et al. 1975). Den månatliga mortaliteten varierade under sommaren mellan 0.04 och 0.26 beroende på årsklassens storlek (Thorne et al. op.cit), vilket väl överensstämmer med motsvarande resultat från studier-na av sikløjans mortalitet i Bolmen (Tab 24, Fig 50). Hos sik-löjan konstaterades även, att yngelårsklassen under sommaren åstadkom en förhöjd mortalitet hos de vuxna fiskarna.

Av tabell 24 A framgår, att det förlåg ett negativt samband mellan de äldre fiskarnas mortalitet och relativa abundans. Liksom fallet var med det positiva sambandet mellan tillväxt och relativ abundans, var detta samband skenbart och orsakat av den två-åriga cykeln i variationerna hos yngelårsklassernas storlek.

Under perioden oktober till juli var de vuxna fiskarnas mor-talitet omvänt proportionell mot fångsten per ansträngning av yngel. Detta förhållande torde berott på, att predationen på de vuxna fiskarna minskade vid riklig förekomst av yngel i ana-logi med Ivlevs (1961) rön beträffande födoselektivitetens beroende av födotillgången.

Den årliga mortaliteten har för Bottenvikens siklöjor genom märkningsförsök bestämts till 1.0 (Enderlein 1977). Motsvarande värde för siklöjan i södra Bolmen var 2.5. Skillnaden motsvaras av en betydligt längre livslängd hos Bottenvikens siklöjor (Svårdson 1966, Enderlein 1977).

Förekomsten av starka årsklasser av siklöja i södra Bolmen innebar dålig tillväxt och hög mortalitet hos såväl yngel som äldre fiskar. Det är sannolikt, att den höga mortaliteten var en direkt följd av den låga mellängden. Ett liknande samband har konstaterats hos indianlaxyngel (Johnson 1965). Orsaken är att antalet potentiella predatorer ökar exponentiellt med minskad längd hos bytesdjuret, beroende på ett starkt positivt samband mellan predatorns storlek och bytesdjurets (Popova 1978). Inte minst gäller detta för abborre (op.cit.), vilken i Bolmen är den dominerande predatorn på siklöja.

14. ORSAKER TILL SIKLÖJANS BESTÅNDSVARIATIONER

Järvi (1930, 1942a, b) ansåg, att variationerna i sikløjans beståndsstorlek i första hand berodde på klimatologiska förhållanden vid och strax efter rommens kläckning. I andra hand ansåg Järvi, att yngelårsklassens storlek berodde på antalet lekande fiskar. Den första av dessa förklaringar har senare även framförts av Pokrovskii (1961) och Ustyogov (1972). De ansåg dock inte denna förklaring som allmängiltig och undantog populationer som lekte på djupt vatten eller som hade utvecklat speciella ämnen för att öka rommens vidhämtningsförmåga.

Klimatteorin avfärdades av Nordquist (1944) och av Svärdson (1956), som vid undersökningar i Mälaren inte kunde finna något samband mellan klimatologiska faktorer och antalet årsyngel. De ansåg istället, att orsaken till beståndsvariationerna fanns att söka i interaktionen mellan olika åldersklasser av siklöja framför allt genom predation av vuxna siklöjor på ynglet. En stark årsklass kan skapas först när de vuxna fiskarna blivit så fåtaliga, att deras predation inte längre förmår reducera yngelbeståndet i någon väsentlig utsträckning. Genom ökad kännedom om sikløjans födoval kom senare Aass (1972) och Svärdson (1976) till slutsatsen, att yngelpredation från vuxen siklöja var osannolik. De menade, att det snarare torde vara intraspecifik näringskonkurrens som orsakade beståndsvariationerna. Vuxna siklöjor skulle genom predation på zooplanktonbestånden skapa en svältsituation för ynglet. Detta skulle medföra en kraftig överdödlighet hos ynglet under dess första sommar (Aass 1973). Resultaten från södra Bolmen har emellertid visat, att de vuxna sikløjorna inte förmådde märkbart reducera bestånden av zooplankter. Istället har zooplanktonabundansen varit högst när de vuxna sikløjorna varit talrikast (Fig 37).

Aass (1972) fann även ett positivt samband mellan ynglets individantal och sommartemperaturen, men ansåg bl a under hänvisning till Svärdson (1956) att detta samband var tillfälligt. Även i Bolmen förelåg under perioden 1969-1975 ett positivt samband mellan varma somrar och starka yngelårsklasser (1969, 1973, 1975). Den svaga yngelårsklassen den varma

sommaren 1976 och den starka årsklassen den svala sommaren 1977 visade dock, att det tidigare sambandet även för Bolmens del var tillfälligt.

Aass fann, att periodlängden i sikløjans beståndsvariationer var densamma som åldern vid vilken sikløjorna blev lekmogna. Detta stöder antagandet, att en stark årsklass vid sin lek ger upphov till en ny stark årsklass i enlighet med vad som gäller för indianlax (Goodlad et al 1974). Det fanns emellertid i Aass material inget samband mellan antalet lekande fiskar och abundansen av påföljande yngelårsklass. Ej heller i Bolmen fanns något samband (Tab 22, $r = +0.17$). Inte heller beträffande den amerikanska siklöjan *Coregonus artedii* finns något samband mellan lekpopulationens och påföljande yngelpopulations storlek (Scott 1951, Walter & Hoagman 1975).

Aass (1973) ansåg vidare, att dödligheten vid leken var den faktor som reducerade den vuxna populationen så mycket att den nya yngelårsklassen fick möjlighet att överleva. Detta tycks emellertid inte vara fallet i Bolmen (Tab 24), där mortaliteten var lägre under oktober till juli än under sommaren.

Resultaten från Bolmen tyder på, att det är den interna konkurrensen som primärt styr beståndsvariationerna hos siklöja. Om det vore predation eller konkurrens från någon annan organism med cykliska beståndsvariationer måste denna organism vara talrik och ha en minst lika kort generationslängd som siklöjan. Dessa krav utesluter samtliga fiskarter i Bolmen. Cyclopoida copepoder har visats utöva ett mycket stort predationstryck på rom (Zawisza & Backiel 1970), men det finns inga uppgifter om att dessa organismer har cykliska beståndsvariationer.

Yngel från svaga årsklasser har under försommaren en bättre tillväxt än yngel från starka årsklasser. Det var i Bolmen bara yngel från svaga årsklasser som var fångstbara i juli. Stora yngelårsklasser förekom samtidigt med små bestånd av planktiska crustacéer i juli (Fig 37). Ekolodningarna från södra Bolmen och Gyltigesjön visade, att skillnaden i abundans mellan svaga och starka årsklasser var urskiljbar i juli.

Om därför teorin om att de vuxna fiskarna konkurrerade ut ynglet vore riktig, måste överdödligheten hos ynglet äga rum före juli månad.

Den amerikanska sikløjans yngel kläcks efter islossningen och ynglet kvarstannade sedan litoralt i drygt 1 månad tills längden hos ynglet överstigit 20 mm (John & Hasler 1956). Dess första föda bestod av nauplier, copepoder och cladocerer (Pritchard 1930). Dessa förhållanden stämmer väl med kunskaperna om sik-ynglets ekologi i norra Sverige (Lindström 1962) och det finns därför anledning anta, att coregonidernas yngelutveckling är likartad. I Bottenviken förekommer vuxna fiskar och yngel av siklöja i olika biotoper under ynglets första månader (O. Enderlein, pers. medd.). Om dessa förhållanden gäller för siklöjan i Bolmen innebär det, att ynglet inte vore utsatt för konkurrens från äldre sikløjor förrän i slutet av maj. Överdödligheten p g a konkurrens från äldre sikløjor måste då inträffa under en mycket kort tidsperiod, under vilken siklöjan i Bolmen har sin snabbaste tillväxt (Fig 47) och under vilken ingen abundansberoende tillväxt eller mortalitet kunnat beläggas (Tab 23, 24). Det föreligger inte heller i Bolmen under sommaren något samband mellan den vuxna populationens och yngelårsklassens storlek (Tab 22; $r = -0.25$, $n = 8$). Dessutom motsägs teorin om att de vuxna skulle konkurrera ut ynglet av att ynglets tillväxt och mortalitet inte under någon del av året visat något beroende av relativa abundansen av vuxna fiskar. En annan invändning mot den nämnda teorin är, att det var ynglet som åstadkom den största predationen på zooplanktonbeståndet (Fig 37).

Periodiciteten i beståndsvariationerna tyder dock på, att den avgörande faktorn för sikløjans beståndsvariationer är av biologisk natur. Resultaten från Bolmen antyder, att denna faktor utgörs av interaktioner mellan sikløjans olika åldersklasser. Det samband som rådde under somrarna i Bolmen mellan fångsterna per ansträngning av olika åldersklasser av siklöja å ena sidan samt tillväxt och mortalitet å den andra sidan visar, att den intraspecifika konkurrensen är en viktig beståndsreglerande faktor. För ynglet var det abundansen av den egna årsklassen som var avgörande, medan de vuxna fiskarna främst påverkades av ynglets abundans.

Förutsättning för att konkurrens skall föreligga är att biotopval och födoval hos konkurrenterna är desamma och att detta medför födobrist hos minst en av konkurrenterna. Under sommaren förefaller för sikløjans del dessa förutsättningar vara uppfyllda i skiktade sjöar i södra och mellersta Sverige, där ytemperaturen under längre perioder sommartid överstiger den gräns ($16-17^{\circ}\text{C}$), som tvingar ned populations huvuddel i hypolimnion. Födovallet hos olika åldersklasser av siklöja är desamma (Kap 8). Koncentrationen under sommaren av siklöja till meta- och hypolimnion, vilka i de flesta skiktade sjöar utgör en liten del av sjöns totala volym, leder till en kraftig predation på zooplanktonbestånden med åtföljande födobrist i och omedelbart över djupområden. Som en följd av förhållandena under sommarens skiktning kan härvid konditionen försämrast hos siklöjan (Bauch 1949). Hos siklöjan i södra Bolmen upphörde tillväxten och mortaliteten ökade. Som en ytterligare påfrestning under sommarstagnationen tillkommer den nedgång i syrehalten som regelbundet inträffar. Även om fiskdöd inträffar endast undantagsvis (Kap 7), innebär försämrad syretillgång en lägre tillväxttakt och en ökad mortalitet (Fry 1971). Speciellt torde det sistnämnda vara fallet i sjöar, vilka i likhet med Bolmen har förhållandevis höga hypolimniontemperaturer.

Tillväxtens och mortalitetens beroende av sikløjans abundans gällde framför allt yngelårsklassen. Sikløjans lekplatser är vidsträckta och spridda runt hela Bolmen och omfattar även de delar av sjön där siklöjan inte vistas sommartid. Ynglets uppväxtområden är därför mycket stora fram till dess ytemperaturen överstiger ca 16°C . Då tvingas hela årsklassen ned i svalare vatten och det tillgängliga utrymmet minskar kraftigt. De ogynnsamma förhållandena under sommarstagnationen påverkar emellertid inte de olika åldersklasserna lika mycket. Årsynglet har genom sin mindre storlek betydligt lättare än de vuxna fiskarna att tillfredsställa sin basalmetabolism. De vuxna fiskarna behöver dessutom energi för gonadproduktion. Detta framgick klart av tillväxten hos siklöjan i Bolmen under sommaren (Fig 49). Vid förekomsten av starka yngelårsklasser upphörde tillväxten hos de vuxna fiskarna fullständigt, medan årsynglet även under dessa förhållanden fortsatte att växa.

För att under svältsituationer optimera födokonversionen är det fördelaktigt att vistas i låga temperaturer (Brett 1971, Elliot 1975). Detta förhållande torde vara orsaken till att sikløjorna i de undersökta sjöarna mot slutet av stagnationsperioden alltid förekom i det kallaste vattnet.

Resultaten från Bolmen visar, att sommarens skiktning utgjorde en mycket kritisk period för sikløjbestånden. Den intraspecifika konkurrensen påverkade i första hand de vuxna fiskarna. Samma effekt av konkurrensen mellan åldersklasser har angivits som en tänkbar orsak till uppkomsten av tusenbrödrabestånd av abborre (Alm 1946).

Med ledning av ovan nämnda förhållanden kan cykliska beståndsvariationerna hos siklöja förklaras på följande sätt. Under de år då yngelpopulationen är svag finns god tillgång på näring för de vuxna sikløjorna, varför dessa har maximal gonadproduktion. Då kläckningsgraden hos lagd rom vanligtvis överstiger 20 % och antalet romkorn per hona kan uppgå till 10 000 (Nissinen 1972), uppkommer en mycket stark yngelårsklass påföljande år. Denna årsklass reducerar därvid zooplanktonbeståndet mycket kraftigt och näringsbrist uppstår vid sommarens skiktning. Tillväxten hos de könsmogna sikløjorna upphör och den fettvävnad, som började upplagras redan på försommaren och som är nödvändig för gonadutvecklingen (Backiel 1952, Marawa 1958), bryts ned. Under dessa förhållanden är det sannolikt att fekunditeten hos honorna väsentligt minskas.

Fekunditetsförsämring till följd av födobrist har tidigare konstaterats hos fiskar. Nikolskii (1969) anser denna faktor vara helt avgörande för beståndsfluktuationer hos de flesta fiskpopulationer och orsaken till de cykliska beståndsvariationerna hos Stilla havs lax (Nikolskii 1963). Samma förhållande har konstaterats hos mört och sill (op cit, Krogius 1961). Abborren i Windermere lekte inte de år, vilka stränga vintrar med lågt näringsintag (Le Cren 1965). Hos siklöja har konstaterats, att bestånd utan storleksvariationer hade konstant fekunditet, medan populationer med stora beståndsförändringar även hade stora variationer i fekunditeten

(Zawisza & Backiel 1970). Dålig tillväxt har visats vara korrelerad med låg fekunditet (op cit).

Om födobrist hos de vuxna sikløjorna leder till väsentligt sänkt fekunditet, blir produktionen eller kläckbarheten hos dem väsentligt lägre de år, då sikløjans yngelårsklass är stark. Påföljande år är följaktligen yngelårsklassen svag och gonaderna kan utvecklas maximalt hos de könsmogna sikløjorna. Detta gäller för siklöja i Bolmen, där starka årsklasser förekommer vartannat år. Genom olikheter mellan populationer i den del av totala mortaliteten som ej bestäms av den intraspecifika konkurrensen och genom förändringar i fiskarnas tillväxt - faktorer som också påverkar beståndets lekålder - kan beståndsvariationernas periodicitet variera inom vida gränser (May 1976). Den här framförda förklaringen till de cykliska beståndsvariationerna hos siklöja är därför inte bunden till cykler på två år. Den förutsätter emellertid, att ynglets mortalitet är beroende av konkurrensen mellan åldersklasserna. Om någon annan faktor blir av avgörande betydelse för mortalitetens storlek kan de cykliska förändringarna i beståndsstorleken helt upphöra. Som exempel på sådana faktorer kan nämnas roredatorer som bentiska copepoder (Zawisza & Backiel 1970) och gärs (Pokrovski 1960).

Om ovanstående gäller borde det finnas ett samband mellan konkurrenstrycket under sommaren och antalet yngel året därpå. Om tillväxten hos åldersklass I+ mellan juli och oktober används som ett uttryck för konkurrensen under sommaren och antalet fångade yngel i oktober året därpå som ett uttryck för yngelårsklassens storlek påföljande år kan sambandet testas (Tab 22). Korrelationskoefficienten för detta samband är 0.71 ($p < 0.1$). Uttryckt som en semi-logaritmisk funktion ökar korrelationskoefficienten till 0.73 ($p < 0.05 = 0.75$).

Även om sambandet mellan konkurrenstrycket under sommaren och yngelårsklassens storlek året därpå inte är signifikant är det ändå så starkt, att förekomsten av ett sådant samband är mycket sannolikt. Resultaten från Bolmen visar, att omkring 50 % av variationerna i abundans mellan svaga och starka årsklasser förklaras av konkurrensen under sommaren. Det har inte

varit möjligt att med den använda metodiken mäta antalet yngel under perioden från kläckningen och fram till oktober, vilken enligt resultaten från Bolmen är den avgörande faktorn för konkurrensen mellan de olika åldersklasserna. Det är inte heller möjligt att genom nätfisken erhålla ett exakt värde på abundansens storlek. För att verifiera den här framförda teorin krävs därför dels kvantitativa studier av ynglets abundans under dess första månader, dels bestämning av fekunditet och kläckbarhet hos rommen vid olika abundans av yngel.

15. SAMMANFATTANDE DISKUSSION

15.1 Förekomst

Siklöja (*Coregonus albula* L.) förekommer huvudsakligen i Europas och Asiens barrskogs- och tundraregion samt i Alaska (Ekman 1922, Bauch 1949, Nikolskii 1961, Scott & Crossman 1973). Underarten *Coregonus a. albula* finns inom Östersjöns och Kattegatts tillrinningsområde samt sparsamt i Skottland och sydöstra Norge (Huitfeldt-Kaas 1927, Otterström 1922, Maitland 1970), medan underarten *Coregonus a. sardinella* finns inom det övriga utbredningsområdet. På spridda lokaler inom den förstnämnda underartens utbredningsområde förekommer en vårlekande djupvattensform, vilken sannolikt utgör en egen art (Svårdson 1961). Inom Sverige förekommer siklöja från Skåne till Lappland (Lundberg 1899), men saknas av spridningshistoriska skäl inom de högre belägna områdena av sydsvenska höglandet och Norrland. Utbredning begränsas vidare av kravet på en vattentemperatur sommartid lägre än omkring 18 °C och en högsta salthalt av 2-3 promille (Svårdson 1966).

15.2 Metoder

För att belysa sikløjans ekologi i sommartid skiktade sjöar har sikløjpopulationer i 6 sjöar i anslutning till sydsvenska höglandet studerats. Sjöarna Skärilen, Ivösjön, Bolmen, Gyltigesjön, Hurven och Fegen är belägna i olika vattensystem och representerar olika djup- och temperaturskiktningförhållanden, trofigrader, humushalter och fiskesamhällen.

Undersökningarna har huvudsakligen bedrivits genom nätfiske. Fångstens storlek är förutom av mängden fisk i sjön, beroende av faktorer som maskstorlek, nätmaterial, nätfärg, fiskelokaler, vittjningsintensitet och fiskens aktivitet (Steinberg 1961, Hamley 1975).

För att eliminera nätens selektivitet beroende på maskstorlek, har vid studierna av sikløjans vertikal fördelning och relativa abundans samma maskstorlekar (10,75, 15,0, 16,25 mm) använts

vid alla undersökningstillfällen. Fångstens längdfördelning har korrigerats med hänsyn till de använda maskstorlekarnas selektivitet (Kap 3.7). Materialet i de pelagiska och bentiska näten har utgjorts av heldragen, ofärgad resp spunnen, grön nylon. Nät av det förstnämnda materialet är osynliga för fisk i dagsljus i högtransparenta vatten, medan den sistnämnda typen av nät sannolikt ger för låga fångster under dagtid (Steinberg op. cit). Frånsett dygnsfisken har näten lagts ut omkring kl. 09.00 och tagits upp 1 dygn senare. Vid stora fångster kan näten bli "mättade" med reducerad fisklighet som följd (Kennedy 1951, Meth 1970). Fångsten av *Alosa*-sill var exempelvis väsentligt mindre inom ett avstånd av 2 fisklängder från varje fångad fisk (Meth 1970). Vid ett tillfälle uppgick fångsten i södra Bolmen av 1-somrig siklöja i ett pelagiskt nät till omkring 1.000 fiskar per dygn, vilket motsvarar nätets mättnadsvärde. Vid alla övriga tillfällen har fångsterna varit mindre än 500 fiskar per nät och dygn. De pelagiska fiskelokalerna har placerats över sjöarnas djupaste partier. Översiktslänkarna har placerats i epilimnion, metalimnion och hypolimnion. Hänsyn har därefter tagits till sjöarnas morfometri, genom att fångsten på varje djup vägts mot den andel av sjöns totala volym som respektive fångstdjup representerar (Kap 3.8). Härigenom har genomsnittlig fångst oberoende av fångstdjup kunnat beräknas.

Fiskars rörelseaktivitet och därmed deras sannolikhet att komma i kontakt med nät ökar med stigande temperatur (Brett 1967, Fry 1971). Hos kallstenoterma arter, med hög basalmetabolism vid relativt låga temperaturer, blir syretillgången vid högre temperaturer en begränsande faktor. Indianlax har således sin högsta rörelseaktivitet vid 15 °C (Brett 1967). Siklöjans aktivitetsmaximum befinner sig sannolikt vid ungefär samma temperatur, då såväl letaltemperaturen som preferenstemperaturen i fält är likartade hos båda arterna (jmf Brett 1971). För att minimera temperaturens effekt på fångstens storlek, har vid populationsstudierna i Bolmen höstfisket alltid bedrivits vid en temperatur mellan 10 och 11 °C. Vid sommarfisket i juli har yttemperaturen varit mellan 16 och 23 °C, men temperaturen i hypolimnion - där siklöjan huvudsakligen upphöll sig - har mellan olika år varierat från 9 till 13 °C. Sambandet mellan

temperatur och rörelseaktivitet hos indianlax är approximativt linjärt. En temperaturdifferens på 4 °C motsvarar en aktivitetskillnad på 12 % (Brett 1967). Förhållandet kan antas vara likartat hos siklöja.

Ekolodning har utförts för att studera siklöjans vertikalfördelning under olika tidpunkter på dygnet. En beskrivning av metodens verkningssätt och genomgång av problem vid tolkning av resultaten lämnas i Kap 3.6.

15.3 Beståndens sammansättning och storlek

De största siklöjorna i de undersökta sjöarna vägde omkring 100 g vid en längd av omkring 250 mm (Kap 11). Denna storlek uppnåddes av siklöjorna vid ungefär 5 års ålder i Skärlen och 10 års ålder i Gyltigesjön. Tillväxten upphörde vid en ålder omkring 7 år i Skärlen och 13 år i Gyltigesjön. Den vårlekande siklöjan i Fegen hade den lägsta maximilängden (170 mm) trots att tillväxten pågick upp till en ålder av 12 år. Något samband mellan storlek och tillväxthastighet kunde inte fastställas hos siklöjan i de undersökta sjöarna.

Frånsett det snabbväxande beståndet i Skärlen var årsynglets längd hos den höstlekande siklöjan under första hösten omkring 100 mm. Gemensamt för bestånden var, att de dominerades av fiskar <200 mm. De mest storvuxna bestånden förekom i de minsta sjöarna med låg abundans av siklöja. Samma tendens kan spåras i tidigare undersökningar (Trybom 1895, 1899, 1901, Svärdson 1966). Tillväxtens beroende av sjötyp kan bero på att små, sommartid skiktade sjöar med siklöja oftast har brant och exponerade stränder, vilka sannolikt är olämpliga som lek- och yngelbiotop, varför abundansen av siklöja blir låg.

Bland de undersökta sjöarna var fångsten per ansträngning av siklöja störst i Ivösjön trots förekomsten av ett större norsbestånd. Fångsten per ansträngning var betydande även i Bolmen, men mycket liten i den humösa Gyltigesjön, vars bestånd endast var 0,2 kg/ha (Kap 10.2.2). Fångsten per ansträngning visade ett visst positivt samband med sjöarnas trofigrad,

men det bästa sambandet med omvärldsfaktor erhöles om även epilimnions mäktighet och hypolimnions andel av totala volymen betraktades som abundansfrämjande faktorer. Betydelsen av det produktiva skiktets mäktighet har tidigare understrukits för polska sjöar, i vilka däremot inget samband kunnat konstateras mellan trofigrad och abundans.

Siklöjbeståndet i Bolmen uppvisade mycket markerade cykliska populationsvariationer med starka årsklasser vartannat år (Kap 13). På grund av en starkt abundansberoende mortalitet (Kap 13.2-3) var variationerna i årsklassernas storlek tydligast under yngelstadiet. Det är tveksamt om variationerna varit urskiljbara om fångsterna endast omfattat vuxna fiskar, vilket oftast varit fallet vid tidigare undersökningar. Den typen av provfisken är inte tillräckliga för att belägga förekomsten av och periodicitet hos de cykliska populationvariationerna. Dessa kan därför vara oftare förekommande än vad som hittills kunnat konstateras beträffande såväl siklöja som andra arter. Speciell uppmärksamhet bör i detta avseende ägnas norsen. I exempelvis Ivösjön har norsen efter 2 år endast uppnått en längd av 7 cm. Det är därför endast en mycket liten del av populationen som kan erhållas vid konventionellt nätfiske.

Bland de i denna undersökning ingående sjöarna har fleråriga fisken efter yngel endast bedrivits i Bolmen. Med ledning av ekolodningar kan dock konstateras, att beståndsvariationernas periodicitet i Gyltigesjön och Skärilen inte är desamma som i Bolmen. I Gyltigesjön har under perioden 1970-1975 endast en stark årsklass förekommit.

Förekomsten av populationsvariationer hos siklöja har varit kända sedan lång tid (Trybom 1899, 1901, Huitfeldt-Kaas 1927, Järvi 1930, 1940, 1942a, b, Nordquist 1944, Svärdson 1956, Aass 1972). Tidsavståndet mellan två starka årsklasser har emellertid varierat mellan olika populationer från 2 år och uppåt. Variationer i periodens längd har även konstaterats inom samma population i de fall då avståndet överstigit 3 år. Hos vissa populationer har starka årsklasser förekommit endast vart 10:e år (Ekman 1903, Svärdson 1966, Almer 1974). Liknande

långperiodiska populationsvariationer har även konstaterats hos ett stort antal andra fiskarter som gös, sik, röding, lax, stör, torsk, sill m fl., varvid klimatet ansetts vara den styrande faktorn. Hos *oncorhynchus*-arter (Stilla Havs-laxar) förekommer en periodicitet på omkring 4 år. Denna har förklarats av att en stark yngelårsklass, vid sin lek efter 4 års bortvaro från lekbäcken, ger upphov till en ny rik årsklass. Eftersom olika utvecklingsstadier hos dessa arter vistas i olika miljöer (bäck-sjö-hav), är konkurrensen mellan olika åldersklasser obetydlig.

Ingen av dessa förklaringar kan tillämpas på populationsvariationerna hos siklöja. Teorin om väderlekens inverkan (Järvi 1942a, b) har tidigare visats vara felaktig (Svärdson 1956, Aass 1972) och motsägs även av regelbundenheten i variationerna. Något samband mellan lekpopulationens storlek och antalet producerade yngel har inte heller kunnat konstateras (Aass 1972 samt Tab 24). Det enda samband som kunnat beläggas vid undersökningarna i Bolmen var ett negativt samband mellan antalet vuxna fiskar ett år och antalet yngel året därpå. Detta tyder på att populationsvariationerna styrs av intraspecifika faktorer. Tidigare förklaringar har också haft detta som utgångspunkt (Nordquist 1944, Aass 1972, Svärdson 1956, 1976). Förutsättningen för detta antagande är, att siklöjan är mycket konkurrenskraftig gentemot andra fiskarter och att siklöjans ekologi på avgörande punkter måste vara skilda från andra arters.

15.4 Relation till andra fiskarter

Rikligt förekommande fiskarter vilka kan konkurrera med siklöja är sik, nors och benlöja. Genom studier av siklöjans och norsens geografiska överlappning norr om Dalälven fann Svärdson (1976), att siklöjan dominerade över sik och nors inom de områden till vilka arterna från invandringshistorisk synpunkt haft tillträde. Norsens förekom endast undantagsvis i siklöjsjöar. Sik fanns ofta i samma sjö som siklöja, men då bentiskt och med låg abundans (Filipson 1975). Utpräglat pelagiska bestånd av sik fanns endast då siklöja saknades p g a att arten ej haft tillträde till sjön.

Sikløjans stora konkurrenskraft gentemot sik bekräftades av undersökningarna i Skärilen, i vilken båda arterna har inplanterats, men där siklöjan var den helt dominerande. Samma förhållanden gällde för Skärsjön (Hattasjön) i övre delen av Huskvarnans vattendragssystem (Hamrin et al. 1978b). Även i Fegen och Öresjö i Viskan (Gelin et al. opubl.) dominerade siklöja över sik. I Bolmen dominerade siklöjan trots förekomsten av såväl blåsik som planktonsik. I Gyltigesjön och Ivösjön med naturliga bestånd av siklöja (Lundberg 1899) har inplantering av sik misslyckats.

I Mälaren och Ivösjön förekommer siklöja och nors tillsammans. Båda dessa sjöar är i motsats till flertalet siklöjsjöar mesotrofa, vilket kan vara orsaken till att norsen förmår hävda sig gentemot siklöjan. Även i Polen förekommer siklöja och nors parallellt i meso- och eutrofa sjöar. Det förefaller som om relationerna mellan dessa arter förskjuts till norsens förmån i arternas sydliga utbredningsområde. Norsen är den av de två arterna som lyckats leva kvar i Kävlingeåns vattensystem (i Sövdesjön), i vilket båda arterna tidigare förekommit (Lundberg 1899). I Ivösjön är norsen väsentligt mycket vanligare än siklöjan (Hamrin et al 1978a).

Trots att siklöja och benlöja har likartat födoval (Fig 36), kan arterna förekomma tillsammans. Både i Bolmen och Kösen, omedelbart nedströms Bolmen och med likartade limnologiska förhållanden, förekom siklöja och benlöja rikligt (Hamrin 1978). Orsaken till den parallella förekomsten är sannolikt, att benlöjan ej vistas i hypolimnion och att den under sommaren i stor utsträckning förekommer litoralt.

15.5 Temperatur

En grundläggande skillnad mellan siklöja och andra fiskarter är den likhet i biotopval som föreligger mellan olika åldersklasser hos siklöja. Likheten betingas av artens temperaturkrav i kombination med dess födoval (Kap 6,8).

Nätfisken i de undersökta sjöarna visade, att majoriteten av de fångstbara sikløjorna (2-somriga och äldre) under sommarstationen förekom i hypolimnion och i de flesta fall i den

lägsta tillgängliga temperaturen. Fångsterna i epilimnion var mycket små och avtog starkt med stigande temperatur. Vid temperaturer omkring 18 °C erhöles enstaka siklöjor, men över 20 °C fångades inga. Letaltemperaturen har i fält bestämts till 23 °C (Eichler 1940). I södra Bolmen förekom de flesta vuxna siklöjor i juli 1974 i epilimnion, där temperaturen då var 15,8 °C. Vid en epilimniontemperatur av 16,8 °C (juli 1970) vistades däremot huvuddelen av beståndet i hypolimnion. Uppenbarligen utgör i Bolmen temperaturer omkring 16 °C en övre gräns för siklöjans huvudsakliga förekomst i epilimnion. Samma resultat har erhållits i en polsk sjö (Walczak 1953).

Resultaten ovan har erhållits genom nätfisken och inkluderar inte åldersklassen 0+, vars vertikal fördelning istället studerats med ekolod. På grund av identifieringsproblem har redovisningen av resultaten från dessa studier inskränkts till Bolmen och Gyltigesjön. Sommartid förekom årsynglet i Gyltigesjön under dagen i de vattenskikt som hade den lägsta tillgängliga temperaturen (5 °C). Årsynglet i Bolmen (1972 och 1975) förekom under dagen i metalimnion vid en temperatur av omkring 15 °C. I Bolmen var härvid siklöjbeståndet under hela dygnet uppdelat i två skikt sannolikt bestående av olika åldersklasser. Liknande förhållanden har konstaterats hos andra pelagiska fiskarter som indianlax och sill (Narver 1970, Cushing 1963). De yngre fiskarna förekom ytligast, vilket även var fallet hos indianlaxen (Narver op cit).

15.6 Vertikala dygnsvandringar

Bilden av siklöjans vertikal fördelning under sommstagnationen kompliceras av förekomsten av vertikala dygnsvandringar (Kap 5). Beträffande årsynglet har vertikala dygnsvandringar konstaterats vid samtliga de tillfällen, då denna åldersklass kunnat identifieras vid ekolodningarna. Uppvandringen till epilimnion började 2-3 timmar före solnedgången. Ynglet vistades sedan hela natten i epilimnion och återtog sin ursprungliga position efter soluppgången. Även i Ivösjön kunde en uppvandring av fisk konstateras i skymningen. Sprängningar och okulära observationer under natten har emellertid endast kunna påvisa norsyngel i epilimnion.

Beträffande de vuxna fiskarna har studierna av vertikala dygns-
vandringar givit olika resultat i de undersökta sjöarna. I
Skärilen och Gyltigesjön har inga vuxna fiskar iakttagits i
epilimnion under sommarstagnationen. I Bolmen har däremot
mindre fångster av vuxna fiskar regelbundet erhållits i epi-
limnion. Ekolodningar och dygnsfisken med nät har emellertid
enbart kunnat påvisa vertikala dygnsvandringar inom hypolimnion.
Liknande vandringar har genom ekolodning konstaterats hos vuxna
siklöjor i Gyltigesjön och Skärilen. Däremot konstaterades genom
nätfiske vertikala dygnsvandringar hos vuxna siklöjor i norra
Ivösjön vid en epilimniontemperatur på 19 °C i juli 1976, men
vid oförändrad temperatur 1,5 månader senare befann sig sik-
löjorna i hypolimnion under hela dygnet. I centrala Ivösjön
förekom 1973-08-14 en uppvandring av siklöjor i skymningen
(ej redovisat p g a metodproblem), vilket ej skedde vid motsva-
rande tid 1 dygn senare. I sjön Stråken vid Aneboda (Mörrumåns
vattendragssystem) förekommer siklöjor i epilimnion under
sommarnätterna, vilket inte är fallet i omkringsliggande sik-
löjsjöar (J. Jonasson muntl. medd.).

Det förefaller, som om siklöjyngel under sommaren vertikal-
vandrade i större utsträckning än de vuxna fiskarna. Detta
kan vara en orsak till ynglets konkurrensförmåga gentemot
de vuxna fiskarna.

Vertikalvandring upp till epilimnion i skymningen har konsta-
terats i en rad tidigare studier av siklöja (Airaksinen 1967,
Dembinski 1971, Northcote & Rundberg 1970, Almer & Larsson
1974). I inget av dessa fall har siklöjan vandrat upp till
epilimnion vid temperaturer över 19 °C och flera av författarna
nämner uttryckligen, att dygnsvandringar ej förekom under varma
perioder. I samtliga sjöar där vertikalvandring upp till epi-
limnion av vuxna siklöjor konstaterats, förekom även nors. Det
är möjligt, att interaktioner med nors accentuerar den benägen-
het till vertikala dygnsvandringar, som finns hos siklöja.

Vertikala dygnsvandringar har konstaterats hos flera andra
pelagiska, planktivora fiskarter såsom amerikansk siklöja
(*Coregonus artedii*), indianlax, nors och sill (Cahn 1927,
Schärfe 1951, Northcote, Lortz & Mcleod 1964, Andersson 1968,

Dembinski 1971, Northcote & Rundberg 1970). Vertikalvandringarna hos indianlax har inte något direkt samband med zooplanktonvandringar (Narver 1970) och förekommer hos sik och abborre även vid avsaknad av födoorganismer (Volkova 1970, Eriksson 1975). Volkova (op. cit.) tolkade vertikalvandringarna som ett genom genetiskt urval utvecklat beteende ägnat att minimera predationen. Brett (1971) förklarade de vertikala dygnsvandringarna hos indianlax som ett sätt att optimera metabolismen genom att digererera födan vid en låg temperatur. Indianlaxen upphörde med vertikalvandringarna när den termiska skiktningen bröts (Brett op. cit.), men utförde vertikala vandringar oavsett om bestånden var ljus- eller mörkeraktiva (Finnel & Reed 1969), vilket stöder Bretts teori. Siklöjan däremot utför vertikalvandringar även vid icke skiktade förhållanden (Fig 20 samt Dembinski 1971). En alternativ förklaring till siklöjans dygnsvandringar är, att de orsakas av intraspecifik konkurrens (Kap 13) eller interspecifik konkurrens med nors (jmf ovan). Intraspecifik konkurrens kan också vara orsaken till, att vid förekomsten av starka yngelårsklasser i Bolmen förekom under oktober de flesta vuxna siklöjor i profundalen, medan ynglet vistades epilimniskt. Detta var inte fallet, när beståndet dominerades av vuxna fiskar.

15.7 Föda och zooplanktonabundans

Siklöjans föda dominerades fullständigt av cladocerer och copepoder. Cladocererna var vanligast som föda under sommarhalvåret, medan copepoderna var dominerande under vinterhalvåret (Kap 8). Den vanligaste enskilda arten var *Bosmina coregoni*, men även större *Daphnia*-arter och copepoder utgjorde väsentliga inslag i siklöjans föda. Stora cladocerer som *Bythotrephes* sp och *Leptodora kindtii* hade höga selektivitetsindex, men var sällan av kvantitativ betydelse. Skillnaderna i födovallet mellan yngel och vuxna fiskar var i oktober mycket små. De större fiskarna visade en något större preferens för stora cladocerer och de mindre fiskarna en något större preferens för *Bosmina coregoni* (Fig 36, Tab 13). Denna likhet i födovallet mellan olika klasser är mycket utmärkande för siklöja. Hos andra fiskarter sker med ökad storlek en successiv övergång från zooplankton till bottenfauna och eventuellt fisk som födobas. Detta är även

fallet för pelagiska arter som nors och sik (Belyanina 1969, Lindström & Nilsson 1974, Nilsson 1962).

Födokonkurrensen mellan sikløjans åldersklasser förstärks under sommarstagnationen i södra Sverige av att hela populationen då vistas i hypolimnion. Även om ynglet under natten vandrar upp i epilimnion, så berörs endast den del av epilimnion som är belägen rakt ovanför hypolimnion. Födoorganismerna i större delen av de flesta sjöars vattenvolym är därför otillgängliga för siklöjan under skiktningsperioden (jmf hypsografiskt diagram Fig 11). I de för siklöjan tillgängliga delarna av sjön blir predationen på zooplanktonbestånden mycket intensiv (Kap 9). I Bolmen var abundansen av cladocerer som *Bosmina coregoni*, *Daphnia cristata* och *Holopedium gibberum* negativt korrelerad med relativa abundansen (korr_{NV} fångst/ansträngning) av siklöja. Vid mycket starka yngelårsklasser återstod bland cladocererna enbart *Bosmina coregoni*. I Ivösjön förekom under sommaren 1974 *Daphnia cristata* i hög abundans i områden där siklöja saknades, men i mycket låg abundans i områden med siklöja. Genom sin snabba reproduktion har *Bosmina coregoni* stora förutsättningar att klara predation (Hakkari 1978). Betydelsen av *Bosmina coregoni* som föda för siklöja understryks av, att arten även vid förekomst av större cladocerer selekterades av siklöja. Sikløjans förmåga att utnyttja bestånden av *Bosmina coregoni* som föda, torde vara en viktig orsak till sikløjans konkurrenskraft gentemot sik (jmf Fig 36). En annan orsak torde vara sikløjans förmåga att genom sin predation förändra artsammansättningen hos bestånden av cladocerer och copepoder från storvuxna till småvuxna arter (Ekström 1975, Hakkari 1978). Sik och nors är i högre utsträckning än siklöja beroende av de större crustacéerna som föda.

Den avtagande abundansen av födoorganismer under framför allt sommarstagnationen leder till ett minskat födointag. Antalet födoorgansimer per sikløjmage var i Bolmen väsentligt lägre under juli än under oktober. I norra Ivösjön minskade födomängden i magsäcken från ett maximum under våren till ett minimum under slutet av stagnationsperioden. Sikløjorna var då också mycket inaktiva, delvis som en följd av låga syrehalter.

15.8 Tillväxt och mortalitet

Minskningen i sikløjans magsäcksinnehåll under perioden vår till sensommar motsvaras av en minskande tillväxt under samma period. Den huvudsakliga tillväxten hos de vuxna sikløjorna ägde rum under våren och försommaren, medan tillväxten under perioden juli till oktober var mycket liten. Under somrar med starka yngelårsklasser uteblev tillväxten hos de vuxna fiskarna. Ynglets tillväxt i Bolmen under våren och försommaren har inte kunnat beläggas tillfredsställande, eftersom ynglet endast undantagsvis uppnått fångstbar storlek i juli. Vid förekomsten av svaga årsklasser fångades emellertid enstaka yngel i juli (de mest snabbväxande), vilkas längd var omkring 9 cm. I Ivösjön var ynglets medellängd i juli 8 cm (Hamrin et al 1978). I sydfinska sjöar var sikløjynglets längd i mitten av juni mellan 5 och 6 cm (M. Viljanen, pers. medd.). Samtidigt med tillväxten i längd under våren och försommaren ägde i Ivösjön en förbättring av konditionen rum, men under slutet av stagnationsperioden hade konditionen åter försämrats. En liknande nedgång i födokonsumtion, tillväxt och kondition under sensommaren har konstaterats hos sikløjbestånd i Polen och norra Tyskland (Bauch 1949, Marciak 1962, Dembinski 1971).

Vid tiden för sikløjans snabbaste tillväxt förekom i Bolmen och Ivösjön *Bosmina coregoni* - sjöarnas dominerande cladocer-art - med sin högsta abundans (Fig 43). Efter det att sjöarna skiktats och årsynglet av siklöja - och i Ivösjön även nors - ansamlats i hypolimnion, skedde en snabb reducering av bestånden av *Bosmina coregoni* inom de områden där yngel förekom.

Under sommarstagnationen var mortaliteten högre än under andra perioder och det förelåg ett starkt samband mellan långsam tillväxt och hög mortalitet. Detta samband berodde sannolikt på, att antalet tänkbara predatorer - i Bolmen främst abborre - minskade starkt med ökande längd hos sikløjorna.

Konkurrensens betydelse för tillväxten och mortalitet hos åldersklasserna 0+ och I+ framgick även av det negativa resp positiva samband som förelåg med abundansen av främst årsyngel. Vid starka yngelårsklasser var tillväxten låg hos såväl yngel

som vuxna fiskar och mortaliteten hög hos de vuxna fiskarna. Det sistnämnda gällde med all säkerhet även ynglet genom sambandet mellan tillväxt och mortalitet (jmf ovan), men har ej kunnat studeras i denna undersökning. Förändringar i tillväxt och mortalitet betingades främst av variationer i abundansen av årsyngel. Abundansen av vuxna fiskar var ej av mätbar betydelse för tillväxt och mortalitet hos någon åldersklass. Tillväxtens beroende av den egna årsklassens abundans hos siklöjyngel har tidigare påpekats (Järvi 1942a, b, Svärdson 1966). Liknande samband har konstaterats även hos andra arter (se sammanställning av Backiel & LeCren 1978). Däremot saknas hittills uppgifter om effekterna av konkurrens mellan olika åldersklasser. Mortalitetens beroende av abundansen är också det första exemplet på ett dylikt samband hos stimbildande fiskar (jmf Backiel & LeCren 1978).

15.9 Orsaker till populationsvariationerna

Sikløjans populationsvariationer förklarades först bero på väderleksförhållanden i samband med framför allt rommens kläckning (Järvi 1942a,b). Nordquist (1944) var den förste som utgick från de cykliska särdragen i variationerna, vilka han ansåg berodde på yngelpredation från de vuxna fiskarnas sida. En stark yngelsårsklass kunde utvecklas först sedan de vuxna fiskarna (predatorerna) blivit tillräckligt fåtaliga. Senare studier visade, att yngelpredation från sikløjans sida var osannolik (jmf Kap 8). Aass (1972) och Svärdson (1970) ansåg därför, att mortaliteten hos ynglet betingades av födokonkurrens med de vuxna fiskarna. Något empiriskt stöd för antagandet att de vuxna fiskarna skulle reducera zooplanktonbestånden har emellertid inte presenterats. Under senare år har sovjetiska forskare antagit, under hänvisning till bl a Järvis arbeten (op cit), att cykliska förändringar i klimatet skulle vara orsaken till populationsvariationerna (Ustyogov 1972).

Studierna i Bolmen har visat, att sikløjans tillväxt under perioden maj till mitten av juli var mycket snabb och oberoende av sikløjans abundans (Fig 49). Under denna period förekom

också *Bosmina coregoni*, sikløjans dominerande födoorganism, med maximal abundans. Det fanns således inget som tydde på, att någon abundansberoende mortalitet skulle föreligga under denna period. För perioden juli till oktober konstaterades, att cladocerernas abundans var negativt korrelerad med yngelårsklassens storlek. På grund av den 2-åriga periodiciteten i sikløjpopulationens variation innebar detta, att hög abundans av cladocerer förekom samtidigt med hög abundans av vuxna sikløjor. Resultaten styrker således inte antagandet, att de vuxna sikløjorna genom näringskonkurrens skulle kraftigt öka mortaliteten hos ynglet. Hos fiskarter vars storleksklasser lever av samma föda är inte heller ett sådant samband sannolikt. De mindre fiskarnas födobehov är väsentligt lägre än de större fiskarnas. Eftersom energivinsten per konsumerad energienhet är i stort sett densamma för alla storleksklasser av siklöja, drabbas de vuxna fiskarna i större utsträckning än ynglet av födobrist vid begränsad födotillgång (jmf Elliott 1975). Ett exempel på detta är uppkomsten av tusenbrödrabestånd hos abborre. Skillnaden i energibehov mellan yngel och vuxna fiskar accentueras av de vuxna fiskarnas energibehov för gonadproduktion.

Den för gonadernas utveckling behövlig energin börjar ackumuleras redan i samband med sikløjans tillväxt under våren. Detta sker genom en successiv uppbyggnad av fettvävnad, vilken under juli och augusti kan utgöra 15 % av fiskens vikt (Marciak 1962). Under sensommaren inleds en nedbrytning av fettvävnaden och en tillväxt av gonaderna äger rum. Gonadutvecklingen blir på detta sätt beroende av fiskarnas kondition under sommaren. Nikolskii (1969) har mycket starkt understrukt födotillgångens betydelse för fekunditeten hos fiskar. Såväl lång- som kortperiodiska bestandsfluktuationer hos ett stort antal söt- och saltvattensfiskar kan förklaras av variationer i födotillgången under perioden före fiskens lek. Som orsak till variationerna i födotillgång anger Nikolskii cykliska variationer i klimatet orsakade av förändringar i solfläcksintensiteten. Denna typ av klimatvariationer är globala och skulle, om de styrde populationsvariationerna hos siklöja, åstadkomma sam-

tidiga cykler i olika sjöar. Detta är inte fallet och denna styrfaktor kan därför uteslutas beträffande siklöja, vilket redan tidigare konstaterats av Svärdson (1956) och Aass (1972). Däremot kan fekunditetens beroende av födotillgången (jmf Nikolskii ovan) användas, för att formulera en alternativ teori beträffande uppkomsten av de cykliska populationsvariationerna hos siklöja. I detta fall är den styrande faktorn inte klimatvariationer utan konkurrens mellan sikløjans olika åldersklasser under perioden för rommens utveckling. Orsaken till denna konkurrens mellan sikløjans åldersklasser är en kombination av flera faktorer, vilket kan förklara varför denna typ av cykliska populationsvariationer är ovanlig. De grundläggande faktorerna är sikløjans preferens för kallt vatten, dess ensidiga födoval oavsett storlek samt lektidens förläggning till hösten. Temperaturpreferensen leder sommartid till en ansamling av hela sikløjbeståndet till hypolimnion. Under år med starka yngelårsklasser sker härvid genom sikløjans predation en snabb reducering av födoresurserna inom det område där siklöjan förekommer. Detta drabbar framför allt de könsmogna fiskarna, vars fettförråd förbrukas, vilket leder till en väsentligt nedsatt fekunditet. Påföljande vår produceras därför väsentligt färre yngel. Under följande skiktningsperiod blir abundansen av fisk lägre, vilket skapar en bättre födotillgång och en större fekunditet hos de könsmogna fiskarna.

Teorin förutsätter således, att 1) siklöjan är den predator som reglerar cladocerernas abundans, 2) fiskebeståndet är stort nog att i väsentlig grad reducera zooplanktonbeståndet, 3) att den för siklöjan under sommarstagnationen tillgängliga volymen är relativt liten i förhållande till sjöns totala volym och 4) att predationen på siklöjan inte är alltför stor. Teorin kan bara tillämpas på sikløjbeståndet i sjöar, vars epilimnion under en väsentlig del av sommaren är otillgänglig för siklöja. Den sista av dessa förutsättningar begränsar giltigheten till sikløjans södra och mellersta utbredningsområde.

16. SUMMARY

16.1 Distribution

Ciscoe (*Coregonus albula* L.) occurs mainly in regions of coniferous forest and tundra of Europe, Asia and Alaska (Ekman 1922, Bauch 1949, Nikolskii 1961, Scott & Crossman 1973). The subspecies *Coregonus a. albula* occurs within the drainage area of the Baltic Sea and the Sleave and sparsely in Scotland and southeastern Norway (Otterström 1922, Huitfeldt-Kaas 1927, Maitland 1970), while the subspecies *Coregonus a. sardinella* occurs in the other parts of the range of the species. At scattered localities within the range of the first subspecies, a spring-spawning, deepwater form exists that probably constitutes a separate species (Svårdson 1971, 1974). Within Sweden ciscoe occurs from the province of Scania in the south to the province of Lapland in the north (Lundberg 1899), but because of immigration hinders the species is missing at higher altitudes in the south Swedish highlands and northern Sweden. The range of the species is also limited by its requirement for water cooler than approximately 18 °C and a salinity lower than 2-3 promille (Svårdson 1966).

16.2 Methods

To elucidate the ecology of ciscoe in lakes stratified in summer, populations of ciscoe in 6 lakes on the south Swedish highlands were studied. The Lakes Skärlen, Ivösjön, Bolmen, Gyltigesjön, Hurven and Fegen are situated in different river systems and represent different morphometric, stratification and humic conditions and different trophic states and fish communities.

The investigations have mainly been performed by gill netting. To eliminate the length selectivity of the gill nets, studies of vertical distribution and relative abundance were always performed with the same mesh sizes (10.75, 15.0 and 16.25 mm from knot to knot). The length distribution of the catch was corrected according to the selectivity of the mesh sizes used

(Chapter 3.7). The pelagic and the benthic gill nets (the latter not used for determination of relative abundance) were composed of monofilament, uncoloured and twined, green nylon material, respectively. Except for activity studies, the gill nets were set at 9:00 and lifted 12 hours later. The pelagic fishing localities were placed at the deepest part of each lake. The gill nets were placed in the epilimnion, metalimnion and hypolimnion. The length distribution and weight of the catch at each depth were weighted with the share of the total volume of the lake represented by that fishing depth (Chapter 3.8). Correction for length selectivity of the gill nets is denoted by the subscript N ($\text{catch}_N/\text{effort}$), and correction for depth distribution by the subscript V ($\text{catch}_V/\text{effort}$).

Swimming activity of fish and thereby the probability of their encountering the gill net is highly temperature dependent (Brett 1967, Fry 1971). For cold stenothermal species with a high basal metabolism at relatively low temperatures, the oxygen concentration of the water becomes a limiting factor at higher temperatures, however. Sockeye salmon has its highest swimming activity at 15 °C (Brett 1967). The swimming activity of ciscoe is probably maximum at approximately the same temperature, as both the lethal temperature and the preferred temperature in the field are of the same magnitude for both fish species (cfr. Brett 1970 and Chapter 5). To minimize the temperature effect on the size of the catch, the autumn population studies in lake Bolmen were performed at a temperature between 10 and 11 °C. At the time of fishing in July the epilimnion temperature varied between 16 and 23 °C, but the temperature in the hypolimnion - where ciscoe was mainly found - varied between 9 and 13 °C. The regression of temperature on swimming activity is approximately linear. For sockeye salmon temperature difference of 4 °C corresponds to a swimming activity difference of 12 % (Brett 1967). The relationship for ciscoe is probably of the same magnitude.

Echo sounding was used to study the vertical distribution of ciscoe during different periods of the day and night. A thorough description of the mode of operation and problems in interpreting the results is given in Chapter 3.6. Gill netting was performed

simultaneously with the echo soundings to verify the results.

16.3 The length distribution and relative size of the populations

The largest ciscoes in the investigated lakes weighed about 100 g at a length of about 250 mm (Chapter 11). This size was reached at an age of about 5 years in Lake Skärlen and 10 years in Lake Gyltigesjön. Growth less than 1 mm per year was found at an age of 7 years in Lake Skärlen and 13 years in Lake Gyltigesjön. The spring-spawning ciscoe in Lake Fegen had the lowest maximum length (170 mm) in spite of the fact that growth continued up to an age of 12 years. No connection between size and rate of growth could be established.

Except for the fast-growing population in Lake Fegen, the length of the young of the autumn-spawning ciscoe in October was approximately 100 mm. All populations were dominated by fish shorter than 200 mm. The population with the largest individuals occurred in the smallest lakes with a low abundance of ciscoe (and other fish species as well). The same tendency can be traced in earlier studies (Trybom 1895, 1899, 1901, Svärdson 1966). The dependence of growth on abundance is due to intraspecific food competition (Chapter 13.2.2). The dependence of abundance on lake type could be due to the fact that small ciscoe lakes, stratified in summer, often have steep and exposed shore lines (e.g. Lake Skärlen and Lake Gyltigesjön). These shores are probably not well suited as spawning and fry biotops.

Among the investigated lakes the catch_{NV}/effort of ciscoe was largest in Lake Ivösjön in spite of the occurrence of an even larger population of smelt (*Osmerus eperlanus*). The catch_{NV}/effort was also large in Lake Bolmen but was very small in the humic Lake Gyltigesjön which had a ciscoe standing crop of only 0.24 kg/ha (Chapter 10.2.2). The catch_{NV}/effort was positively correlated with the trophic status of the lakes, but the best correlation with morpho-edaphic factors was obtained if the depth of the epilimnion and the hypolim-

netic share of the total volume were also regarded as abundance-promoting factors. The importance of the depth of the productive volume for the abundance of ciscoe has earlier been pointed out for Polish lakes in which, however, no connection existed between the trophic state and ciscoe abundance.

The population of ciscoe in Lake Bolmen showed very marked cyclic density variations with strong year classes every second year (Chapter 13). Because of a strong density-dependent mortality (Chapter 13.2.3), variations in the abundance of the year classes were most evident during the first year. It is doubtful whether the cyclic variations would have been identified if the catch had only comprised the adult population, as has often been the case in earlier investigations. That type of test fishing is not enough to prove the periodicity of the population density variations. These variations might, therefor, be more common or have another periodicity than has been found earlier for ciscoe and other fish species (e.g. smelt).

The existence of population density variations for ciscoe has been well documented (Trybom 1899, 1901, Huitfeldt-Kaas 1927, Järvi 1930, 1940, 1942a, b, Nordquist 1944, Svärdson 1956, Aass 1972). The period of the oscillation in different populations varied, however, from two years and upwards. Variations in the length of the period have also been found within the same population in cases when the length of the period exceeded three years. In certain populations strong year classes have occurred every tenth year or even more seldom (Ekman 1903, Svärdson 1966, Almer 1974). Similar population density variations with a long period have been found for many fish species. The regulating factor in these cases is probably climate. Populations of *Oncorhynchus* species have density variations with a period of 4 years. This is explained by the fact that a strong year classe creates a new strong year class when spawning after 4 years. As the different developmental stages of these species live in different biotops (stream-lake-Sea), competition between year classes is small.

None of the explanations above can be applied to the population density variations of ciscoe. The assumption that variations were directed by weather conditions has earlier been proved wrong (Svårdson 1956, Aass 1972). No connection between the size of the spawning population and the subsequent brood has been found (Aass 1972 and Tab. 24). The only relationship that was found in Lake Bolmen was a negative correlation between the abundance of adult fish one year and the number of fry the subsequent year. This indicates that the population density variations are directed by intraspecific factors. Earlier hypotheses were also based on that assumption (Nordquist 1944, Aass 1972, Svårdson 1956, 1976), implying that the ciscoe is very competitive. The sparse occurrence of the ciscoe type of population oscillation shows that there are factors in the ecology of ciscoe separating the ciscoe from most other fish species.

16.4 Relations to other fish species

Abundant, presumed competitors to ciscoe are whitefish (*Coregonus sp.*), smelt (*Osmerus eperlanus*) and bleak (*Alburnus alburnus*). By studying the distribution of ciscoe whitefish and smelt in northern Sweden, Svårdson (1976) found that the ciscoe was dominant over the other two species.

Whitefish often occurred in ciscoe lakes but near the bottom and at a low abundance. Pronounced pelagic populations of whitefish were only found when ciscoe was missing. The superiority of ciscoe over whitefish has also been found in many lakes in southern Sweden. The whitefish populations in ciscoe lakes were small and avoided the pelagic zone. Introduction of whitefish in ciscoe lakes has failed, and simultaneous introduction of ciscoe and whitefish has led to ciscoe dominance over whitefish.

Smelt was only rarely found in ciscoe lakes in northern Sweden (Svårdson 1976). In Lake Mälaren in central Sweden and in Lakes Ivösjön, Vänern and Vättern the species occur

together. Lakes Mälaren and Ivösjön are mesotrophic, as are a number of Polish lakes in which both species occur. It is possible that the smelt is favoured by a higher trophic status. At any rate it appears that smelt is more competitive in comparison with ciscoe in the southern distribution area. Another reason for this could be the higher temperature tolerance of smelt.

In spite of the fact that ciscoe and bleak show similar food selection (Fig 36), both species are abundant in Lake Bolmen and especially in the lake situated immediately downstream. The reason for the two species existing in the same lake is that the bleak prefers warm water and is found to a great extent in the littoral during summer.

16.5 Temperature

A basic difference between ciscoe and other fish species is the similarity in choice of biotop by different age classes of ciscoe. This choice depends on the temperature preference of the species in combination with the food selection of the different age classes (Chapters 6, 8).

Gill net fishing showed that the majority of catchable ciscoes (age class I+ and older) during summer stagnation were found in the hypolimnion. In most cases they preferred the lowest available temperature, even when this was as low as 5 °C. Catches of ciscoe in the epilimnion were small and decreased strongly with rising temperature. At temperatures of about 18 °C only occasional ciscoes were caught, and no ciscoe were caught at temperatures above 20 °C. The lethal temperature in the field has been determined to be 23 °C (Eichler 1940). In southern Lake Bolmen in July, 1974, most ciscoes older than 1 year were caught in the epilimnion where the temperature was 15.8 °C. At an epilimnetic temperature of 16.8 °C (July, 1970), the main part of the population occurred in the hypolimnion. Temperatures around 16 °C seem to be an upper limit for the principal occurrence of ciscoe in the epilimnion. The same results have been obtained in a Polish lake (Walczak 1953).

The above results were obtained by gill netting and do not include age class 0+, for which vertical distribution was studied by echo sounding. Because of identification problems, only the studies from Lake Bolmen and Gyltigesjön will be mentioned here. In summer the fry of ciscoe in Lake Gyltigesjön occurred in the water layer with the lowest temperature (5 °C) during daytime. The fry in Lake Bolmen were found during daytime (1972 and 1975) in the metalimnion at a temperature of about 15 °C. In Lake Bolmen the population of ciscoe formed at this time two layers, probably consisting of different age classes. Similar results have been found with other pelagic fish species such as sockeye salmon and herring (Narver 1970, Cushing 1973). In Lake Bolmen the younger fish were closest to the epilimnion, which was also the case with sockeye salmon (Narver op. cit.).

16.6 Diel vertical migrations

Study of the vertical distribution of ciscoe during summer stagnation is complicated by the occurrence of diel vertical migration (Chapter 5). Vertical migration of the fry to the epilimnion was established on all occasions when this age class could be identified by echo sounding. The upwards migration started 2-3 hours before sunset. The fry were found in the epilimnion throughout the night and regained their former position in the hypolimnion after sunrise. In Lake Ivösjön the use of explosives and visual observations at night could only prove the occurrence of smelt in the epilimnion.

Studies of diel vertical migration of adult ciscoe (older than 1 year) gave different results in different lakes. In Lake Skärlen and Gyltigesjön no adult fish were found in the epilimnion during summer stagnation. In Lake Bolmen small catches of adult ciscoe were regularly made in the epilimnion. Echo sounding and gill netting during intervals of 24-hour periods showed only a vertical migration within the hypolimnion. Similar results were obtained by echo sounding for adult ciscoe in Lakes Skärlen and Gyltigesjön. In

northern Lake Ivösjön diel vertical migration of ciscoe was shown by gill netting in July, 1976, at an epilimnetic temperature of 19 °C. At the same temperature 1.5 months later, the ciscoe did not leave the hypolimnion. In central Lake Ivösjön (1973-08-14) adult ciscoe were caught in the epilimnion at sunset, but 24 hours later this was not the case. In other studies where a migration to the epilimnion at sunset has been proved, smelt also occurred in the lake (Airaksinen 1967, Dembinski 1971, Northcote & Rundberg 1971, Almer & Larsson 1974). It is possible that the tendency of ciscoe to perform vertical migration is reinforced by the presence of smelt.

Vertical migrations of sockeye salmon and perch have been shown to have no connection with movements of prey (Narver 1970, Eriksson 1975, Volkova 1970). Brett's (1971) explanation of the vertical migration of sockeye salmon, an optimization of metabolism by always staying at the optimal temperature, is probably not applicable to ciscoe, as this species performs vertical migration under homothermal conditions. An alternative explanation is that the vertical migrations are manifestations of interactive segregation caused by intraspecific competition or of competition with smelt.

16.7 Food and zooplankton abundance

The food of ciscoe is strongly dominated by cladocerans and copepods. Cladocerans were most frequent as food during April - September, and the copepods dominated during October - March (Chapter 8). The dominating species was *Bosmina coregoni*, but larger *Daphnia* and copepods species also comprised an essential part of the food of ciscoe. Large cladocerans like *Bythotrephes* sp. and *Leptodora kindtii* were strongly selected, but were not of quantitative importance to the ciscoe. The difference in food selection between fry and adult in October was very small. This lack of food segregation is outstanding for ciscoe. In other fish species growth is accompanied by a change in the diet from zooplankton to bottom fauna

and eventually fish. This is also the case with pelagic species like smelt and whitefish (Belyanina 1969, Lindström & Nilsson 1962, Nilsson 1974).

Food competition between the year classes of ciscoe is reinforced during summer stagnation in south Swedish lakes since the entire population then occurs in the hypolimnion. The food organisms in large parts of most lakes are therefore not available to ciscoe during summer stratification. Predation on the zooplankton community in the part of the lake occupied by ciscoe is intensive (Chapter 9). In Lake Bolmen the abundance of cladocerans like *Bosmina coregoni*, *Daphnia cristata* and *Holopedium gibberum* was negatively correlated with the $\text{carch}_{\text{NV}}/\text{effort}$ of ciscoe. When very strong year classes of ciscoe occurred, only *Bosmina coregoni* was left in the cladoceran community. The strong reproductive capability of this species allows it to withstand the predation (Hakkari 1978). The importance of *Bosmina coregoni* as food for ciscoe is underlined by the fact that *Bosmina coregoni* is still preferred when larger cladocerans are available. The ability of ciscoe to use *Bosmina coregoni* as food is probably one important factor making the ciscoe superior to whitefish. Another reason is the ability of ciscoe to change the zooplankton community from large to small forms by predation (Ekström 1975, Hakkari 1978). Whitefish and smelt are to a larger degree than ciscoe dependent on large crustaceans for food.

The decreasing abundance of food organisms during summer stagnation results in lowered food consumption. The numbers of food organisms in the stomachs of ciscoe in Lake Bolmen was lower during July than October. In northern Lake Ivösjön the food content in the stomachs of the ciscoe decreased from a maximum during spring to a minimum at the end of the stagnation period. The ciscoe were then inactive, partly because of low oxygen concentrations.

16.8 Growth and mortality

The decline in the food consumption of ciscoe during spring to late summer corresponds to a reduction in growth. The main growth of adult ciscoe took place during spring and early summer, while growth during July to October was very small. During summers with strong year classes of fry, the adult fish did not grow at all. The growth of the fry during spring and early summer in Lake Bolmen is not known satisfactorily, as the fry only occasionally are caught in July. The fastest growing specimens from weak year classes were about 9 cm long in July. The mean length of the fry in July in Lake Ivösjön was 8 cm (Hamrin et al 1978). In south Finnish lakes the length of ciscoe fry in June was between 5 and 6 cm (M. Viljanen, pers. com.). It is therefore likely that the mean length of ciscoe fry in Lake Bolmen in July was about 8 cm. Thus the fry also showed low growth during July to October, even if growth never reached zero as was the case with the adult ciscoe. The rapid growth during spring and early summer was accompanied by an improvement of the condition of the ciscoe, but by the end of the stagnation period condition had again deteriorated. Similar change with time regarding food consumption, growth and condition of ciscoe have been noticed in Poland and northern Germany (Bauch 1941, Marciak 1962, Dembinski 1971).

The time of the fastest growth of ciscoe in Lake Bolmen and Ivösjön coincides with the time of the highest abundance of *Bosmina coregoni* - the dominating cladocerans in the lake and the most important food object of ciscoe. After stratification of the lakes and concentration of ciscoe, and eventually smelt, to the hypolimnion, there was a rapid decline in the population of *Bosmina coregoni*. In parts of northern Lake Ivösjön not influenced by ciscoe predation, *Bosmina coregoni* was replaced by *Daphnia cristata*, which was not the case in areas occupied by ciscoe (Granéli et al 1975).

The instantaneous mortality rate was higher during summer stagnation than during other periods. There was a strong negative correlation between growth and mortality. This was probably due to the fact that the number of potential predators - in Lake Bolmen mainly perch - decreases with the length of the ciscoe.

The importance of competition for growth and mortality of age classes 0+ and I+ was also clear from the negative correlations, respectively, between these parameters and catch_{NV}/effort of the fry. When strong year classes of fry occurred, the growth of both fry and adult fish was low and the mortality of the adult fish was high. The mortality of the fry was probably also high but the methods used did not allow this to be studied. Changes in growth and mortality were mainly caused by variations in abundance of fry. The abundance of adults was not of measurable importance to any age class.

16.9 Reasons for the occurrence of population density variations

Population density variations of ciscoe were first explained as related to weather conditions during hatching of the eggs (Järvi 1942a, b). Nordquist (1944) was the first to base hypothesis on the cyclical character of the variations, which he thought were due to predation by adult ciscoe on the fry. A strong year class could not be produced unless the adult fish were few in numbers. Later studies showed that adult ciscoe do not eat fish of any size (cfr Chapter 8). Aass (1972) and Svärdson (1976) therefore suggested that the presumed high mortality of the fry is due to food competition with adults. Empirical support for this hypothesis has, however, not been presented. During later years Sovjet scientists, with reference to the work of Järvi (op. cit.), have suggested that cyclic variations in climate could be the reason for population density variations (Ustyogov 1972).

Studies in Lake Bolmen showed that the growth of ciscoe during May to the middle of July was very rapid and independent of

the abundance of the ciscoe. During this period *Bosmina coregoni*, the dominating food object, was in peak abundance. Thus there is no reason to believe that a density-dependent mortality caused by lack of food should occur during this period. During July to October the abundance of cladocerans was negatively correlated with the size of the first year class. Because of the 2-year periodicity in the population density variations of ciscoe, this means that adult ciscoe and cladocerans showed high abundance at the same time. These results do not confirm the hypothesis proposed by Aass and Svärdson (op. cit.). From a metabolic point of view it is unlikely that larger fish should be superior to smaller fish when living in the same biotop on the same food (cfr. Webb 1978). One outcome of such competition is the occurrence of stunted populations of perch. An added burden for the adult fish compared to the fry is the energy needed for gonad production.

The energy required for production of the gonads starts accumulating already during spring in connection with the rapid growth period of the ciscoe. This accumulation is through a successive build-up of fat structures. During July and August fat can make up 15 % of the weight of the fish (Marciak 1972). During late summer decomposition of the fat and production of the gonads begin. Gonad development is thus dependent upon the condition of the fish during summer. Nikolskii (1969) strongly underlined the importance of a rich supply of food for the fecundity of the fish. Population density variations with both long and short periods can be explained by variations in food supply during the period prior to spawning. The variations in food supply are according to Nikolskii (op. cit.) explained by variations in sunspot intensity. These types of climatic variations are global and should, if they were responsible for variations in the population density of ciscoe, create parallel cycles in all lakes. This is not the case, and climate can therefore be excluded concerning the ciscoe. This has been pointed out earlier by Svärdson (1956) and Aass (1972).

The dependence of fecundity on food supply prior to spawning (Nikolskii op. cit.) can, however, be used to formulate another hypothesis concerning the origin of cyclic population density variations in ciscoe. In this case the controlling factor would not be climate, but competition between different age classes of ciscoe during the summer before spawning. This competition is due to a combination of several factors, which can explain why this type of cyclic variation is so unusual. The basic factors are the preference of ciscoe for cold water, the identical food selection independent of size of fish and the autumn spawning. The temperature preference of ciscoe causes a concentration of the entire population to the hypolimnion during summer stagnation. During years with strong year classes of fry, hypolimnetic food resources are rapidly depleted. This will mainly, as has been shown earlier, affect the adult fish. Fat resources are depleted which will eventually lead to a strongly reduced fecundity. The subsequent year class will therefore be weak, which in turn will reduce predation on the zooplankton community during summer stratification and lead to increased fecundity of the adult fish.

The hypothesis requires 1) that the ciscoe population is large enough to strongly reduce the abundance of cladocerans, 2) that the volume available to ciscoe during summer stagnation is small in comparison with the total lake volume and 3) that predation on the fry is not too high. This hypothesis could only be applied to ciscoe populations in lakes in which the epilimnion is inaccessible to ciscoe during a large part of the summer. This means a restriction of the hypothesis to the southern and central distribution areas of the ciscoe.

17 FIGURE AND TABLE LEGENDS

- Fig 1. Length distribution of ciscoe caught in mesh sizes (knot to knot) 10.75 (1120 fish), 15.0 (1805 fish) and 16.25 mm (1043 fish) in Lake Bolmen 1970-1975.
- Fig 2. General selectivity curve for ciscoe (—) and the selectivity curves for mesh sizes 10.75 (·), 15.0 (+) and 16.25 mm (•). l denotes fish length (mm), m mesh size (mm) and a the constant in the regression line $\bar{l} = k \cdot m + a$. The largest catch per length class and mesh size is equivalent to 100 %.
- Fig 3. Principle for determining the volume correction factors. a , b and c represent the depth intervals corresponding to each fishing depth (nets A, B and C). The limits of each depth interval (----), the upper surface of the metalimnion (—) and the vertically projected volume above the metalimnion are also denoted.
- Fig 4. Map of the drainage areas of the investigated lakes.
- Fig 5. Type and time of investigation activities in the lakes. P denotes test fishing including studies of vertical distribution, population composition and age distribution and determination of oxygen and temperature at different depths, E denotes echo sounding, F denotes studies of food composition, V denotes water analysis, Z denotes determination of zooplankton abundance and A denotes biorhythmic studies. Numbers within brackets denote the number of sampling occasions when more than 6.
- Fig 6. Map of Lake Bolmen with depth contours, pelagic (⊗) and benthic (▬) fishing areas and the boundary of southern Bolmen (▬▬).
- Fig 7. Map of Lake Ivösjön. For key to symbols see Fig 6.
- Fig 8. Map of Lake Fegen. For key to symbols see Fig 6.
- Fig 9. Map of Lake Skärlen. For key to symbols see Fig 6.
- Fig 10. Map of Lake Gyltigesjön. For key to symbols see Fig 6.
- Fig 11. Hypsographic diagrams for the investigated lakes.

- Fig 12. Echo sounder traces from Lake Gyltigesjön in July, 1972 1974 and 1975, showing adult ciscoes (A), metal weight and zooplankton (B), fry of ciscoe and gill net (C), zooplankton and suspended, sinking, dead ciscoes (D), rising gas bubbles (E) and freely-sinking ciscoe (F). In Fig. D the positions of the ciscoes are marked both during and after sinking.
- Fig 13. Echo sounder traces from Lake Gyltigesjön 23-24. 7. 1974 showing the diel vertical migration of ciscoe fry. Sunrise and sunset are indicated by arrows.
- Fig 14. Echo sounder traces from Lake Skärilen 10. 7. 1972 and 26. 6. 1974 showing fish during day. The indistinct vertical lines are artefacts.
- Fig 15. Echo sounder traces from Lake Skärilen 25. 6. 1974 showing the diel vertical migration of ciscoe and turbulence created by the propeller of the boat. Sunrise and sunset are indicated by arrows.
- Fig 16. Echo sounder traces from the southern part of Lake Bolmen 2. 8. 1970 (A), 14. 7. 1970 (B), 24. 7. 1972 (C), 15. 7. 1974 (D), 22. 7. 1975 (E) and 16. 7. 1975 (F) showing diel vertical migration of ciscoe. In Fig C-F two layers of fish are seen, probably consisting of fry (above) and older fish.
- Fig 17. Catch per hour of ciscoe (34 fish) at different depths during 24 hours in the southern part of Lake Bolmen 24-26. 7. 1972 in a gill net (4.30 m) of monofilament, uncoloured nylon with a mesh size of 15 mm (knot to knot).
- Fig 18. Catch per hour of ciscoe (388 fish) at different depths during 24 hours in the central part of Lake Ivösjön 14-15. 8. 1973 in a gill net (30.3 m) of monofilament, uncoloured nylon with a mesh size of 15 mm (knot to knot).

Fig 19. Catch per hour of ciscoe at the depth 0-30 m during 24 hours in April, May, June, July, August/September and November, 1976, and February, 1977, in the northern part of Lake Ivösjön in a gill net (4.30 m) of monofilament, uncoloured nylon with mesh sizes 16.3 and 18.8 mm (knot to knot). Activity is expressed as the difference between the activity for a certain period and the mean activity, divided by the mean activity $((act_i - act_m)/act_m)$. The heavy solid lines denote sunrise and sunset.

Fig 20. Vertical distribution of ciscoe caught during 24 hours on the same date, at the same place and with identical methods as in Fig. 19. The largest catch for a depth interval of 4 m within every fishing period is represented as the length of the period and the other catches are shown accordingly.

Fig 21. Echo sounder traces from the central part of Lake Ivösjön 12-13. 8. 1974 showing the diel vertical migration of fish. The recording was made from a slowly moving boat. Sunrise and sunset are indicated by arrows. The migrating fish are mainly smelt (*Osmerus eperlanus*) of age classes /+ and I+.

Fig 22. Echo sounder traces from the central part of Lake Ivösjön 12-13. 8. 1974 showing the diel vertical migration of fish. The recording was made from an anchored boat. Sunrise and sunset are indicated by arrows. The migrating fish are mainly smelt (*Osmerus eperlanus*) of age classes 0+ and I+.

Fig 23. Temperature profiles in southern and northern Lake Bolmen in July and August 1970-1975.

Fig 24. Benthic catch of ciscoe at different temperatures (logarithmic scale) in July in southern and northern Lake Bolmen 1970-1972. Each point represents the mean of two or three 24-h fishing periods.

- Fig 25. Pelagic catch (numbers) of different age classes of ciscoe at different depths in southern Lake Bolmen in July and August, 1970 - 1975. Each bar is the mean of two (1970, 1971) or three fishing periods. 100 % = 230, 43 and 151 ciscoe in the upper, middle and lower figure, respectively.
- Fig 26. Benthic and pelagic catch of ciscoe, temperature and oxygen concentration at different depths in central and western Lake Ivösjön in July and August, 1973. Open bars indicate occasions with no catch. 100 % is equivalent to 9, 383, 8 and 245 ciscoes in Fig. A, B, C and D, respectively. In Fig. A and C each bar is the mean of two fishing periods.
- Fig 27. Pelagic catch of ciscoe during 24 hours at different depths in northern Lake Ivösjön in April, May, June, July, August/September and November, 1976, and February, 1977, (under ice) in a 4 m wide and 30 m high gill net of monofilament, uncoloured nylon with mesh sizes 16.3 and 18.8 mm (knot to knot). Temperature and oxygen concentration on the same occasions are also given. The catch during different parts of the 24-h period is given in Fig 19.
- Fig 28. Benthic catch of ciscoe during 24 hours, temperature and oxygen concentration at different depths in northeastern southern and northwestern Lake Fegen and in Lake Hurven in August, 1974, and July/august, 1975. Oxygen values indicated by arrows have been estimated by linear interpolation. Each depth was fished 3 times. Open bars indicate depths with no catch. A catch of 100 % is equivalent to 25, 39, 19 and 31 ciscoes in northeastern, southern and northwestern Lake Fegen and in lake Hurven, respectively.
- Fig 29. Benthic and pelagic catch of ciscoe during 24 hours, temperature and oxygen concentration in Lake Skärilen and Lake Gyltigesjön in July, 1972, and June and July, 1974. Three benthic and one pelagic fishing period(s) per depth. Open bars indicate depths with no catch. A catch of 100 % is equivalent to 26, 103, 6 and 19 ciscoes in Fig. A, B, C and D respectively.
- Fig 30. Lethal (LD-50) oxygen concentrations for salmonid species

(Doudoroff & Shumway 1970) and low oxygen concentrations tolerated by large parts of ciscoe populations (own results). Lethal values for ciscoe marked by + taken from Streltsova et al (1964).

Fig 31. Food composition for ciscoe in Lakes Gyltigesjön, Skärlen, southern Bolmen and northern Bolmen in July and August at preferred depth. The numbers in each figure denote the number of stomachs analysed (above) and the number of food organisms per stomach.

Fig 32. Food composition for ciscoe in different years in southern and northern Lake Bolmen in July and October. The numbers in each figure denote the number of stomachs analysed (above) and the number of food organisms per stomach.

Fig 33. Food composition for ciscoe in April, May, June, July, August/September and November, 1976, in northern Lake Ivösjön.

Fig 34. Food composition for ciscoe at different depths in northern and southern Lake Bolmen. The numbers in each figure denote the number of ciscoes analysed (n) and the number of food objects in each stomach (Σ).

Fig 35. Food composition for ciscoe at different depths in northern Lake Ivösjön for different periods during 24 hours. The heavy horizontal lines indicate the vertical distribution of ciscoe. The numbers in each figure denote the number of analysed fish (above) and the number of food objects in each stomach.

Fig 36. A comparison of food composition for bleak (*Alburnus alburnus*) and ciscoe; whitefish (*Coregonus lavaretus* and *C. oxurhynchus*) and ciscoe; and ciscoe age classes 0+ and I+ in southern and northern Lake Bolmen in July and August, 1970 - 1975. The numbers in each figure denote the number of analysed stomachs (above) and the number of food objects in each stomach.

Fig 37. Pelagic catch of ciscoe in October and the abundance of cladocerans and copepods in July and October (mean value) in southern Lake Bolmen, 1970 - 1975. Zooplankton values are based upon samples of 25 l taken between the depths of 0 and 25 m.

- Fig 38. Linear regression between catch per effort and accumulated catch per effort in Lake Gyltigesjön in July, 1975. r denotes the correlation coefficient and b the slope of the line.
- Fig 39. Growth of ciscoe (length and weight) in Lakes Skärilen, Ivösjön, southern Bolmen, northern Bolmen, Gyltigesjön and Fegen (autumn and spring spawning ciscoe). The numbers below each lake name denote the number of fish analysed in each age class (starting with age class I). Age determinations for ciscoe in Lake Fegen done by Olof Lessmark. Results from the autumn spawning population published in Lessmark (1976).
- Fig 40. Length distribution of ciscoe in central Lakes Ivösjön, southern Bolmen, Skärilen, Fegen, Gyltigesjön and Hurven. Age class 0+, if existing, is not included.
- Fig 41. Length distribution of ciscoe at different depths in July (stratified conditions) and October (unstratified conditions) in central Lake Ivösjön and southern Lake Bolmen. Age class 0+, if existing, is not included.
- Fig 42. Growth of ciscoe in Finland, Sweden, Poland and Germany. References are given in chapter 8. n denotes the number of analysed populations.
- Fig 43. Abundance of *Bosmina coregoni* in southern Lake Bolmen during 1977 (•) and in central Lake Ivösjön during 1974 (+).
- Fig 44. Weight of ciscoe at lengths 120, 165 and 220 mm and the growth coefficient b at different times of the year in the investigated lakes. Weight is determined according to the equation $W = a \cdot L^b$ after dividing the material into size classes 100 - 139, 140 - 189 and 190 - 250 mm.
- Fig 45. Catch per effort (numbers) of the year classes of ciscoe in southern Lake Bolmen, 1970 - 1975, expressed as a percent of the largest year class.
- Fig 46. Catch_{NV} per effort (weight) of the year classes of ciscoe in southern Lake Bolmen, 1970 - 1977, and northern Lake Bolmen, 1970 - 1975. The inset figure shows the catch_{NV}

per effort of yearlings and older fish in southern Lake Bolmen, 1970 - 1977.

Fig 47. Growth (length and weight) of ciscoe in southern Lake Bolmen, 1970 - 1975, during different periods of the year. Different age classes are connected by thin lines and different year classes by heavy lines. The mean length and weight of the age classes in May ($\cdot$), July (x) and october (+) during 1970 - 1975 are given at the right of the figure. A heavy, broken line denotes that length was not determined, as the year class was absent in the samples.

Fig 48. Linear regression between the growth of yearlings to october and catch_{NV} per effort (weight) for yearlings in october in southern Lake Bolmen, 1970 - 1977, and in northern Lake Bolmen, 1970 - 1976.

Fig 49. Linear regression between mean individual growth and the catch_{NV} per effort (weight) of age classes of ciscoe in southern Lake Bolmen during different periods of the year. Points and crosses denote weak and strong year classes, respectively.

Fig 50. Linear regression between the instantaneous mortality rate and the relative abundance of age classes of ciscoe during different periods of the years 1970 - 1977 in southern Lake Bolmen.

Fig 51. Growth of weak ($\cdot$) and strong (x) year classes of ciscoe during different periods of the years 1970 - 1977 in southern Lake Bolmen. The numbers in the figure denote the number of year classes and the vertical lines denote 95 % confidence intervals. Weight in July and October was determined on fish caught in gill nets after correction for the length selectivity of the net. Weight in May was determined through back calculation of the scales of fish caught in July. Transformation from length to weight was made according to Tab. 21.

- Table 1. Length distribution of ciscoe caught in mesh sizes 10.75, 15.0 and 16.25 mm (knot to knot) expressed in % of the highest value.
- Table 2. Length distribution of ciscoe according to Tab. 1 with the length scale transformed according to the formula $l:m - a:m$. The length of the fish is denoted by l , the mesh size by m and a is a constant (see Chapter 3.7). T denotes the sum of the values of the three mesh sizes multiplied by 0.35 to make the highest value equal to 100.
- Table 3. Selectivity factors for ciscoe for mesh sizes 10.75, 15.0 and 16.25 mm calculated according to Chapter 3.7. T denotes the sum of the selectivity factors for the three mesh sizes multiplied by 0.59 to make the highest selectivity factor equal to 100.
- Table 4. Fishing depth (1), depth interval represented by the fishing depth (2) and the fraction of the total lake volume equivalent to that depth interval (3) for pelagic fishing for ciscoe in the investigated lakes.
- Table 5. Hydrologic data for the investigated lakes. Footnotes denote references (see Tab. 8).
- Table 6. Physical and chemical data (amplitude (above) and mean values) for the investigated lakes. Footnotes denote references (see Tab. 8).
- Table 7. Primary production and chlorophyll a concentration (amplitude (above) and mean values) in lakes Ivösjön, Bolmen, Hurven and Fegen. Footnotes denotes references (see Tab. 8).
- Table 8. Composition of the pelagic fish fauna during summer stratification in the investigated lakes (catch/effort, kg). Sources: ¹own data, ²Lundquist et al. and Lundquist unpubl., ³Hamrin et al. 1974, ⁴Granéli et al. 1975, ⁵Hamrin et al. 1971, ⁶Coveney unpubl.
- Table 9. Fish species in the investigated lakes, x denotes spontaneous occurrence, $+$ introduced reproducing populations, $(+)$ introduced non-reproducing populations, $?$ population probably extinct and $-$ that the species has never been found.
- Table 10. Temperature preferred by ciscoe in selected lakes. Values in A taken from Fig. 23, 25, 27 and 28.
- Table 11. Oxygen concentration and temperature in the water strata preferred by ciscoe in those investigated lakes with an oxygen concentration in the hypolimnion of less than 5 mg/l. Values taken from Fig. 25-28.
- Table 12. Abundance (numbers/l) of cladocerans and copepods in southern Lake Bolmen 1970-1975. Mean values for 5 samples of 5 l from depth between 0 and 25 m in July and October.

- Table 13. Food electivity index for ciscoe in southern and northern Lake Bolmen in July and October 1970-1975 according to Ivlev (1961). The density 0.1 organisms/l was used for all species not represented in the samples. $\bar{m}$ denotes the mean, s the standard error and n the number of values of each index calculated on different occasions. The mean abundance of zooplankton is shown on the right side of the tabel.
- Table 14. Comparison of literature data on the three most important food objects of ciscoe during different months.
- Table 15. Electivity index according to Ivlev (1961) in Lakes Pluszne, Konnevesi and Mälaren. s denotes the standard error and n the number of values for each index determined on different occations.
- Table 16. The mean relative abundance of copepods and cladocerans i deep, clear lakes in southern Sweden with (first column) and without ciscoe (from Ekström (1975)). The abundance of zooplankton is measured on a scale from 0-5. Lakes with pH values below 5.5 have been excluded. The mean pH value in ciscoe lakes is 7.2 and in non-ciscoe lakes 6.5.
- Table 17. Relative abundance (catch_{NV} per effort) of ciscoe (excluding age class 0+) in Lakes Ivösjön, Bolmen, Skärilen and Gyltigesjön. The relative abundance in Lake Gyltigesjön has been set to 1. Volume A denotes the entive lake, volume B the hypo- and metalimnion and the lower epilimnion and volume C the hypo- and metalimnion. The fishing was done in July or early August. n denotes the number of pelagic gill net fleets fished during 24 hours.
- Table 18. Catch per effort (360 m^2 gill net/24 hours, mesh size 15 mm) and calculated population size of ciscoe (age class I+) in Lake Gyltigesjön, 1975.
- Table 19. Catch_{NV} per effort (weight) of ciscoe and selected limnological parameters in Lakes Ivösjön, southern Bolmen, Skärilen and Gyltigesjön.
- Table 20. Maximum lenght (with 95 % confidence interval) of ciscoe and age when annual growth has fallen to less than 1 mm.
- Table 21. Length-weight relationship for ciscoe during different months in Lakes Bolmen, Ivösjön, Fegen, Skärilen and Gyltigesjön. W denotes weight (gram), L total length (mm), r the regression coefficient and n the number of fish analysed. The 95 % confidence interval for the length exponent is given in Fig. 43.

Table 22. Catch_{NV} per effort, mean weight (gram) and mean length (mm) of ciscoe in southern Lake Bolmen 1970-1977. Each value represents the mean of 3 24-hour fishing periods with 3 gill net sets during each period.

Table 23. Regression coefficient (r) for catch_{NV} per effort (weight) versus individual mean growth (weight) of age classes of ciscoe in southern Lake Bolmen 1970-1977. The mean length in July and October was determined for ciscoe caught in gill nets after correction for net selectivity and fishing depth and in May by back calculation to fish length at the time of formation of the growth ring. Transformation of length to weight was done according to Tab. 21. Year classes are defined at the beginning of each period. Regression coefficients with absolute values lower than 0.3 are denoted by 0.

Table 24. Regression coefficients for catch_{NV} per effort versus mortality per month $(-\ln N_2 - \ln N_1 / t_2 - t_1)$ at age classes of ciscoe in Lake Bolmen 1970-1977. Year classes are defined at the beginning of each period. Regression coefficients with absolute values lower than 0.3 are denoted by 0.

18. REFERENSER

- Aass, P. 1972. Age determination and year class fluctuations of ciscoe (*Coregonus albula*) in the Mjösa hydroelectric reservoir, Norway. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 52:4-21.
- 1973. Some effects of lake impoundments on salmonids in norwegian hydroelectric reservoirs. Acta Univ. Upsaliensis 234. 14 p.
- Airaksinen, K. 1967. The vendace (*Coregonus albula*) of Varmavirta in the northern part of lake Saimaa (south eastern Finland). Finlands Fiskerier 30:29-31.
- 1968. Preliminary notes on the winter spawning vendace (*Coregonus albula*) in some Finnish lakes. Ann. Zool. Fenn. 5(3):312-314.
- Alderdice, D.F. 1976. Some concepts and descriptions of physiological tolerance: Rate-temperature curves of poikilotherms as transect of response surfaces. J. Fish. Res. Bd. Can. 33:299-307.
- Alm, G. 1946. Reasons for the occurrence of stunted fish populations with special regard to the perch. Medd. St. Unders.- o. FörsAnst. SötvattFisk. 25:1-146.
- Almer, B. 1972a. Förurningens inverkan på fiskbeståndet i västkustsjöar. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 12. 47 p.
- 1972b. Siklöjan i Ivösjön. Fisksumpen:5-7.
 - 1978. Fiskar i Ivösjöns centrala djupområde. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 4. 49 p.
 - 1979. Vänerprojektet 1972-1977. Fiskedelen. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 1. 41 p.
- Almer, B. & Larsson, T. 1974. Fiskar och fiske i Vänern. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 8. 100 p.
- Andersson, G., Berggren, H., Cronberg, G. & Gelin, C. 1978. Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. Hydrobiologia 59 I:9-15.
- Andersson, K.A. 1964. Fiskar och fiske i Norden II. 765 p.
- Andersson, T. 1968. Undersökning av fiskbeståndet i Erken med hjälp av ekolod och trål. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 12. 11 p.
- Andreasson, S. 1969. Locomotor activity patterns of *Cottus poecilopus* and *Cottus gobio*. OIKOS 20:78-94.
- Aschoff, J. 1960. Exogenous and endogenous components of circadian rhythms. Biological clocks, Cold Spring Harbour Symposium Quant. Biol. 11-28.
- Backiel, T. 1952. Rozwoj gruczolow plciowych seelawy (*Coregonus albula*) w cyklm rocznym. Rocz. Nauk. Roln. TOM 64:281-295.
- Backiel, T. & LeCren E.D. 1978. Some density relationships for fish population parameters. In Gerking, S.D. Ecology of freshwater fish production. Blackwell, Guildford. p. 279-302.
- Bainbridge, R. 1958. The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat. J. exp. Biol. 35:109-133.
- Baranov, F.I. 1914. The capture of fish by gill nets. Mater. Pozn. Russ. Ryb. 3(6):56-99.
- 1948. Theory and assessment of fishing gear. Transl. by Ontario department of lands and forestry, Maple, Ontario. 45 p.
- Barans, C.A. & Tubb, R.A. 1973. Temperature selected seasonally by four fishes from western Lake Erie. J. Fish. Res. Bd. Can. 30:1697-1703.

- Bardach, J.E. & Bjorklund, R.G. 1957. The temperature sensitivity of some American freshwater fishes. *Am. Naturalist* 91:233-251.
- , Ryther, J.H. & McLarney, W.I. 1972. *Aquaculture*. 22. Culture of coregonid fishes in Soviet Union 503-507. Wiley Interscience, USA.
- Bauch, G. 1949. Untersuchungen über das Wachstum der kleinen Maräne (*Coregonus albula*) in den Gewässern Mitteleuropas. *Abh. Fisch. Hilfswiss. Lief* 2:252-326.
- Behnke, R.J. 1972. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29:639-671.
- Belyanina, T.N. 1969. Synopsis of biological data on smelt (*Osmerus eperlanus*). *FAO Fish. Syn.* 78. 56 p.
- De Bernardi, R. & Giusanni, G. 1975. Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by a planktophagous fish. *Verh. Internat. Verein Limnol.* 19:2901-2912.
- Bernatowicz, S. 1953. Preliminary analysis of the small whitefish population (*Coregonus albula*) introduced into lake Isag (Zelazne) in the Mazurian district. *Rocz. Nauk. Roln. TOM* 67-B-1:53-60.
- Beverton, R.J.H. & Holt, S.J. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics. In *The lifespan of animal*. Ciba. Found. Coll. Ageing 5:142-177.
- Brett, J.R. 1960. Thermal requirements of fish - three decades of study 1940-1970. In Tarzwell, C.M. *Biological problems in water pollution*. Publ. Health Serv. Publ. W 60-3:110-117.
- 1967. Swimming performance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to fatigue time and temperature. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 24:1731-1741.
 - 1971. Energetic response of salmon to temperature. A study of some thermal relations on the physiology and freshwater ecology of Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Amer. Zool.* 11:99-113.
- Birge, E.A. & Juday, C. 1911. The dissolved gases of the water and their biological significance. *Wisc. Geol. Nat. Hist. Surv., Bull* 22. 259 p.
- Brooks, J.L. & Dodson, S.I. 1965. Predation, bodysize and composition of plankton. *SCIENCE* 150:28-35.
- Cahn, A.R. 1927. An ecological study of southern Wisconsin fishes. The brook silverside and the ciscoe in their relations to region. *Illinois Biol. Mon.* 11:94-149.
- Carlander, K.D. 1955. The standing crop of fish in lakes. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 12:543-570.
- Chellevold, J.R. 1970. The genetic relationships of intergeneric and intergeographical coregonids as determined by protein properties. In Lindsey, C.C. & Woods, C.S. *Biology of coregonid fishes*. Univ. of Manitoba Press, Winnipeg.
- Colby, D.J. & Brooke, L.T. 1973. Effects of temperature on embryonic development of lake herring (*Coregonus artedii*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30:799-810.
- Cornelius, T. 1934. Untersuchungen zur Hebung der Maränenwirtschaft in der Mark Brandenburg. *Fischereizeitung* 34/35. 7 p.
- Cushing, D.H. 1952. Echo surveys of fish. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* XXIII 1:45-59.
- 1963. The uses of echo sounding for fishermen. *Minist. Agric. Fish. Fd., London.* 28 p.

- Cushing, D. 1973. The detection of fish. Pergamon Press, Oxford. 135 p.
- Cushing, D., Lee, A.J. & Richardson, I.D. 1956. Echo traces associated with thermoclines. J. Mar. Res. 15:1-13.
- Cushing, D. & Richardson, I.D. 1955. Echosounding experiments on fish. Minist. Agric., Fish. Food. Fishery Inv. ser II, Vol. XVIII (4). 34 p.
- Dabrowski, B. & Leopold, M. 1969. Attempts of evaluation of average density of *Coregonus albula* populations in polish lakes. Roczn. Nauk. Roln. TOM 91-H-1:79-82.
- De Bernardi, R. & Giusanni, G. 1975. Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by a planktophagous fish. Verh. Internat. Verein Limnol. 19:2901-2912.
- De Lury, D.B. 1947. On the estimation of biological populations. Biometrics 3:145-167.
- Dembinski, W. 1971. Vertical distribution of vendace (*Coregonus albula*) and other pelagic fish species in some polish lakes. J. Fish. Biol. 3(1):341-364.
- Doudoroff, P. & Shumway, D.L. 1970. Dissolved oxygen requirements of freshwater fishes. FAO Fish. Techn. Paper 86 FIRI/T 86.
- Dryagin, P.A. 1939. *Coregonus albula* of the Pusteshkinsky lakes in the Kalininsky district. VNIORKH t.22. Rysk text.
- Eichler, H. 1940. Ein bemerkenswertes Maränensterben. Z. Fisch. XXXVIII:387-390.
- EIFAC 1969. Water quality criteria for european freshwater fish - water temperature and inland fisheries. Wat. Res. 3:645-662.
- Ekman, S. 1903. Om sikløjefisket i Vettern. Svensk Fisketidskr. 12:23-32.
- 1922. Djurvärldens utbredningshistoria på den skandinaviska halvön. Albert Bonniers Förlag, Stockholm. 614 p.
- Ekström, Ch. 1975. Djurplankton. Rödingsjöar söder om Dalälven. Inform. Inst. Freshwat. res. Drottningholm 7:49-53.
- Elliott, J.M. 1972. Rates of gastric evacuation in brown trout (*Salmo trutta*). Freshwat. Biol. 2:1-18.
- 1975. The growth rate of brown trout (*Salmo trutta*) fed on reduced rations. J. Anim. Ecol. 44:823-842.
- Enderlein, O. 1977. Tre sikløjmärkningar. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 1. 16 p.
- Engels, S. & Magnusson, J.T. 1976. Vertical and horizontal distribution of Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), yellow perch (*Perca flavescens*) and ciscoe (*Coregonus albula*) in Pallette Lake, Wisc. J. Fish. Res. Bd. Can. 33:2710-2715.
- Eriksson, L.-O. 1975. Diel and annual locomotor activity rythmes in some freshwater fish species with special reference to the seasonal inversion in salmonids. Akademisk avhandling, Umeå universitet.
- Ferguson, A. 1974. The genetic relationships of the coregonid fishes of Britain and Ireland indicated by electrophonetic analysis of tissue proteins. J. Fish. Biol. 6:311-315.
- Filipsson, O. 1975. Siklöja tränger undan sik. Fiskerinytt 1. 5 p.
- Finnel, L.M. & Reed, E.B. 1969. The diel vertical movements of Koka-nee salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Granby reservoir, Col. Trans. Amer. Fish. Soc. 98:245-251.

- Foerster, R.E. 1944. The relation of lake population density to size of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Bd. Can. 6:267-280.
- Frey, D.G. 1955. Distribution ecology of the ciscoe (*Coregonus albula*) in Indiana. Invest. Indiana Lakes Streams 4(7):177-228.
- Fry, F.E.J. 1937. The summer migration of the ciscoe (*Leucichthyes artedii*) in lake Nipissing, Ont. Publs. Ont. Fish. Res. Lab. 44:9-91.
- 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto stud. biol. Ser. 55:5-62.
 - 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In Hoar, W.S. & Randell, D.J. Fish Physiology 6.
- Gelin, C. 1975. Primary production and chlorophyll a content of nannoplankton in a eutrophic lake. OIKOS 22:230-234.
- Girsa, I. 1973. Alteration in the behavior and vertical distribution of certain juvenile cyprinids in relation to illumination and the presence of a predator. J. Ichthyol. 13(3):102-109.
- Goodlad, J.L., Gjernes, T.W. & Brannow, E.L. 1974. Factors affecting Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) growth in four lakes of the Fraser river system. J. Fish. Res. Bd. Can. 31(5):871-892.
- Granéli, W. et al 1975. Ivösjön - limnologisk undersökning 1974. Stencil, Limnologiska inst., Lund. 101 p.
- Greze, V.N. 1963. The determination of transparency among planktonic organisms and its protective significance. Proc. Acad. Sciences USSR - Biol. sciences section 151(2):956-958.
- Gulland, J.H. & Harding, D. 1961. The selection of *Clarias mozambicus* by nylon gill nets. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 26:215-222.
- Häggström, Å. & Malmqvist, B. 1971. Fiskfaunans näringsval i Bolmen 1970. Stencil. Limnologiska inst., Lund. 31 p.
- Hakkari, L. 1972. The role of zooplankton as food for vendace (*Coregonus albula*) in lake Konnevesi, Central Finland. Suom. Kalatal. 46:21-28.
- 1978. On the productivity and ecology of zooplankton and its role as food for fish in some lakes in Central Finland. Biol. Res. Rep. Univ. Jyväskylä 4. 87 p.
- Hamley, J.M. 1975. Review of gill net selectivity. J. Fish. Res. Bd. Can. 32:1943-1969.
- Hamley, J.M. & Regier, H.A. 1973. Direct estimates of gill net selectivity to walleye (*Stizostedion vitreum*). J. Fish. Res. Bd. Can. 30:817-830.
- Hammar, S. 1968. Näringsekologi hos fisk i Lilla Ullevifjärden. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 10. 16 p.
- Hamrin, S. 1973. Fiskpopulationens vertikala fördelning och relativa sammansättning i södra och norra Bolmen 1970 - 1972. Stencil, Limnologiska inst., Lund. 66 p.
- 1976. Bolmen - Bolmån - Lagan. Resultat från limnologiska undersökningar 1966 - 1975. Stencil, Limnologiska inst., Lund. 31 p.
 - 1978. Bolmen - Bolmån - Lagan. Resultat från limnologiska undersökningar 1976 - 1977 och en sammanfattning av resultaten från åren 1966 - 1975. Stencil. Limnologiska inst., Lund. 24 p.
- Hamrin, S. et al 1974. Ivösjön - limnologisk undersökning 1973. Stencil. Limnologiska inst., Lund. 77 p.

- Hamrin, S. et al 1977. Ivösjön - Limnologisk undersökning 1975-1976. Stencil. Limnologiska inst., Lund. 18 p.
- et al 1978a. Ivösjön - Limnologisk undersökning 1977. Stencil. Limnologiska inst., Lund. 37 p.
 - et al 1978b. Skärsjön (Husvarnaån). Limnologisk undersökning augusti 1977. Stencil. Limnologiska inst., Lund. 16 p.
- Hoffman, K. 1971. Biological clocks in orientation and other functions. Proc. Int. Symp. circadian rhythmicity 175-205.
- Holt, S.J. 1963. A method for determining gear selectivity and its application. ICNAF special publication 5:106-115.
- Horrocks, D.L. 1974. Applications of liquid scintillation counting. Academic Press. New York. 346 p.
- Hrbacek, J. 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. Rozpr. Cesk. Akad. Ved., Rada Mat. Prir. Ved. 72(10). 116 p.
- Huitfeldt-Kaas, H. 1927. Studier over aldersforholde og veksttyper hos norske ferskvannsfisker. Nationaltrykkeriet. Oslo. 255 p.
- Hutchinson, B.B. 1971. The effect of fish predation on the zooplankton of ten Adirondack lakes with particular reference to the alewife (*Alosa pseudoharengus*). Trans. Amer. Fish. Soc. 100:325-335.
- Ivlev, V.S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale Univ. Press. New Haven. 302 p.
- Ishida, T. 1962. On the gill net mesh selectivity curve. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. 25:20-25. Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. 1338.
- 1964. Gill net mesh selectivity curves for sardine and herring. Bull. Hokkaido Fish. Res. Lab. 28:56-60.
- Järnefelt, H. 1949. Die Fische und die Gewässertypen. Verh. Internat. Verein Limnol. 10:216-231.
- Järvi, T.H. 1930. On the fluctuations in abundance exhibited by the stock of lake herring (*Coregonus albula*) in lake Keitele, Finland. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 65:182-188.
- 1940. Über den Maränenbestand im Pyhäjärvi. Acta Zool. Fenn. 28. 85 p.
 - 1942a. Die Bestände der kleinen Maräne und ihre schwankungen. Acta Zool. Fenn. 32. 88 p.
 - 1942b. Die bestände der kleinen Maräne und ihre schwankungen. 2. Ober und Mittel Keitele. Acta. Zool. Fenn. 33. 136 p.
 - 1950. Die kleine maränenbestände in ihren Beziehungen zu der Umwelt. Acta. Zool. Fenn. 61:1-116.
- Javard, M.Y. & Andersson, J.M. 1967. Influence of starvation on selected temperature of some salmonids. J. Fish. Res. Bd. Can. 24(1):1515-1519.
- Jenssen, K.W. 1977. On the dynamics and exploration of the population of brown trout (*Salmo trutta*) in Lke Övre Heimdalsvann, southern Norway. Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 56:18-69.
- John, K.R. & Hasler, A.D. 1956. Observations on some factors affecting the hatching of eggs and the survival of young shallow-water ciscoe (*Leucichthyes artedii*) in Lake Mendota, Wisc. Limn. & Oceanogr. 1:176-194.

- Johnson, W.E. 1956. On the distribution of young Sockeye salmon in Babine and Nilkitkwa lakes, Br. Col. J. Fish. Res. Bd. Can. 13:695-708.
- 1961. Aspects of the ecology of a pelagic zooplankton eating fish. Verh. Intern. Verein Limnol. 14:727-731.
 - 1965. On mechanisms of self regulation of population abundance in *Oncorhynchus nerka*. Mitt. Intern. Verein Limnol. 13:66-87.
- Jones, R. 1956. A discussion of some limitations of the trawl as a sampling instrument. J. Cons. Perm. Explor. Mer. 140:44-47.
- Kanep, S.V. 1974. General features of the growth and sexual maturation of the whitefish (*Coregonus lavaretus*) in the USSR. J. Ichthyol. 14:911-924.
- Kennedy, W.A. 1951. The relationship of fishing effort by gill nets to the interval between lifts. J. Fish. Res. Bd. Can. 8:264-274.
- Koskova, L.A. 1977. The Belozero (Lake Beloye) ciscoe (*Coregonus sardinella vessicus*) in Savator reservoir. J. Ichthyol. 17:479-483.
- Krogius, F.V. 1962. On the relation between rate of growth and population density in Sockeye salmon. Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. 411. 15 p.
- Lagler, K.F. 1968. Capture, sampling and examination of fishes. In Ricker, W.E. Methods for assessment of fish production in fresh waters. Blackwell Scientific Publications. Oxford. p. 7-44.
- Lampert, N. 1971. Untersuchungen zur Biologi und Populationsdynamik der Coregonen im Schluchsee. Arch. Hydrobiol., Suppl. 38(3): 237-314.
- Le Cren, E.D. 1965. Some factors regulating the size of population of freshwater fish. Mitt. Intern. Verein Limnol. 13:88-105.
- Lessmark, O. 1976. Undersökning av fiskfaunan i Fegen och Kalvsjön med speciell inriktning på de vår- och höstlekande siklörarna. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 10. 15 p.
- Lieder, U. 1962. Ergebnisse und Perspektiven der Fischortung in der Binnenfischerei. 1. Dt. FischZtg, Radebeul 9(1):8-17.
- Lindström, T. 1962. Sikungarnas biologi i reglerade sjöar. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 5. 25 p.
- 1975. Morfoedafiskt index, MEI, en mätare på fiskavkastning. Stencil. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm. 10 p.
- Lühmann, M. 1955. Über die Fettspeicherung bei des Kleinen Maräne (*Coregonus albula*). Arch. Fisch. Wiss. 6.
- Lundberg, R. 1899. Om svenska insjöfiskars utbredning. Meddn. K. LantbrStyr. 58. 87 p.
- Lundqvist, I. et al 1975. Fegen, Kalvsjön - Limnologisk undersökning. Limnologiska inst., Lund. 240 p.
- Maitland, P.S. 1967. Echo sounding observations on the Lochmaen vendace (*Coregonus vandesius*). Trans. J. Proc. Dumfries. Galloway Nat. Hist. Antiq. Soc. 44:29-46.
- 1970. The origin and present distribution of *Coregonus* in the british isles. In Lindsey, C.C. & Woods, C.S. Biology of coregonid fishes. Univ. Manitoba Press. Winnipeg. p. 99-111.

- Marciak, Z. 1962. Seasonal variations in feeding habits and growth of *Coregonus albula* in Pluszne lake. Roczn. Nauk. Roln. Ser B. Zootech. 81(2):335-357.
- May, R.M. 1976. Theoretical ecology. Principles and applications. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 317 p.
- McCombie, A.M. & Fry, F.E. 1960. Selectivity of gill nets for lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). Trans. Amer. Fish. Soc. 89:176-184.
- McKone, D. 1971. Rate at which Sockeye salmon alewines are evacuated from the stomach of mountain whitefish (*Prosopium williamsoni*). J. Fish. Res. Bd. Can. 28:110-111.
- McNaught, D.C. 1968. Acoustical determination of zooplankton distribution. Proc. 11:th Conf. Great Lakes Res. 1968:76-84.
- Meth, F. Saturation in gill nets. Master of Science thesis. Univ. Totonto, Ont. 39 p.
- Molin, G. 1945. Siklöjninplanteringar inom Kopparbergs län, iakttagelser och slutsatser. Svensk FiskTidskr. 54(4):85-89.
- Morawa, F.W. 1958. Einige Beobachtungen über die Schwankungen des Fett- und Wassergehaltes von Fischen aus verschiedenen Umweltverhältnissen. Verh. Intern. Verein Limnol. 13:770-775.
- Moyle, J.B. 1949. Some indices of lake productivity. Trans. Amer. Fish. Soc. 76(1946):322-334.
- Müller, K. 1973a. Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the subarctic summer. Aquilo Ser. Zool. 14:1-18.
- 1973b. Seasonal phase shift and the duration of activity time in the burbot (*Lota lota*). J. Comp. Physiol. 84:357-359.
 - 1976. Zur Chronobiologi der Maräne (*Coregonus lavaretus*) am Polarkreis. Arch. Fisch. Wiss. 27(2):121-132.
- Narver, D.W. 1970. Diel vertical movements and feeding of underyearling Sockeye salmon and the limnetic zooplankton in Babine Lake, Br. Col. J. Fish. Res. Bd. Can. 27:281-316.
- Nikolskii, G.E. 1961. Special ichthyology p 257-262. Jerusalem.
- 1963. The ecology of fishes. Academic Press. London & New York. p 352.
 - 1969. Fish population dynamics. Oliver & Boyd Ltd. Edinburgh. 323 p.
- Nikolskii, G.V. & Reshetnikov, Y.S. 1970. Systematics of coregonid fishes in the USSR: Intraspecies variability and difficulties in taxonomy. In Lindsey, C.C. & Woods, C.S. Biology of coregonid fishes. Univ. Manitoba Press. Winnipeg. p 251-263.
- Nilsson, E. 1953. Om södra Sveriges senkvartära historia. Geol. För. Stockholm Förh. 75(2):155-246.
- Nilsson, N.-A. 1974. Fiskens näringsval i öppna Vänern. Inform. Inst. Freshwat. res. Drottningholm 17. 57 p.
- Nissinen, T. 1972. The egg density and the survival of eggs on the spawning grounds of the vendace (*Coregonus albula*) in Lakes Puruvesi and Oulujärvi. Riista- ja Kalatalouden tutkimuslaitoksen Kalantutkimusosaston tiedonantoja 1. 114 p.
- Nordqvist, H. 1944. Några synpunkter på fiskevården i sydsvenska sjöar. Skr. söd. Sver. FiskFör. 21 p.
- Northcote, T.G. 1964. Use of high frequency echo sounder to record distribution and migration of *Chaoborus* larvae. Limnol. Oceanog. 9:87-91.

- Northcote, T.H. & Larkin, P.A. 1956. Indices of productivity of British Columbian lakes. J. Fish. Res. Bd. Can. 13:515-540.
- Northcote, T.G., Lorz, H.W. & McLeod, J.L. 1964. Studies on diel vertical movements of fishes in a British Columbian lake. Verh. Intern. Verein Limnol. 15:940-946.
- Northcote, T.G. & Rundberg, H. 1970. Spatial distribution of pelagic fishes in Lambarfjärden (Mälaren, Sweden) with particular reference to interaction between *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus*. Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 50:133-166.
- Olsen, S. 1959. Mesh selection in herring gill nets. J. Fish. Res. Bd. Can. 16:339-349.
- Otterström, C.V. 1922. Heltling (*Coregonus albula*) og Helt (*Coregonus lavaretus*) in Danmark. Unders. ferske vandes FiskForh. Beretning II till Landbrugsmin. 50 p.
- Paetz, M.J. & Zelt, K.A. 1974. Studies of northern Alberta lakes and their fish populations. J. Fish. Res. Bd. Can. 31:1007-1020.
- Parrish, B.B. 1969. A review of some experimental studies of fish reactions to stationary and moving objects of relation to fish capture processes. FAO Fish. Rept. 62(2):233-245.
- Persson, L. 1979. The effects of temperature and different food organisms on the rate of gastric evacuation in perch (*Perca fluviatilis*). Freshwat. Biol. 9:142-147.
- Pettersson, B. 1971. Limnologisk statusundersökning av sjön Skärilen (Småland). Stencil. Limnologiska Inst., Lund. 27 p.
- Pivnicka, K. & Svatora, M. 1976. The abundance, growth and production of the perch population in the Klicava reservoir during the years 1963 - 1964 and 1967 - 1972. Vest. Cesk. Spol. Zool. XL:I: 32-40.
- Pokrovskii, V.V. 1961. Basic environmental factors determining the abundance of the whitefish. Transl. from Tr. Sovesh. Ikhtiolog. Kom. Akad. Nauk. SSSR 13:228-234 by Min. Agrig., Fish. & Food, London. 1963.
- Popova, O.A. 1978. The role of predaceous fish in ecosystems. In Gerking, S.D. Ecology of freshwater fish production. Blackwell Scientific papers. Oxford. p. 215-249.
- Pritchard, A.L. 1930 Spawning habits and fry of the ciscoe (*Leucichthys artedii*) in Lake Ontario. Contr. Can. Biol. Fish. 6:225-240.
- Rawson, D.S. 1952. Mean depth and the fish production of large lakes. Ecol. 33(4):513-521.
- 1965. Morphometry as a dominant factor in the productivity of large lakes. Verh. Intern. Verein Limnol. 12:164-175.
- Regier, H.A. & Robson, D.S. 1966. Selectivity of gill nets especially to lake whitefish. J. Fish. Res. Bd. Can. 23:423-455.
- Regier, H.A. & Robson, D.S. 1967. Estimating population numbers and mortality rates. In Gerking, S.H. The biological basis of freshwater fish production. Blackwell Scientific Papers. Oxford. 495 p.
- Ryder, R.A. 1961. Fisheries management in northern Ontario. Ont. Fish. Wildl. Rev. 1:13-19.
- Ryder, R.A., Kerr, S.R., Loftus, K.H. & Regier, H.A. 1974. The morphoedaphic index, a fish yield estimator - Review and evaluation. J. Fish. Res. Bd. Can. 31:663-688.

- Schärfe, J. 1951. Fischwanderungen im Grossen Plöner See während einer Tagesperiode dargestellt in echogrammen. Arch FischWiss. 3(3-4):135-146.
- Scherer, E. 1971. Effects of oxygen depletion and of carbon dioxid build up on the photic behavior of the walleye (*Stizostedium vitreum*). J. Fish. Res. Bd. Can. 28:1303-1307.
- Schröder, H. & Schröder, R. 1964. On the use of the echo sounder in lake investigations. Mem. Ist. Ital. Idriobiol. 17:167-188.
- Schröder, R. 1961. Untersuchungen über die Planktonverteilung mit Hilfe der Unterwasserfernanlage und des Echographen. Arch. Hydrobiol. Suppl. 15:228-241.
- 1962. Vertikalverteilung des Zooplanktons und Thermokline. Arch. Hydrobiol. Suppl. 25:401-410.
- Scott, W.B. 1951. Fluctuations in abundance of the lake Erie ciscoe *Leucichthyes artedii* population. Contr. R. Ont. Mus. Zool. 32:1-41.
- Scott, W.B. & Crossman, E.J. 1973. Freshwater fishes of Canada. Fish. Res. Bd. Can. Bull. 184. 966 p.
- Seber, G.A.F. & Le Cren, E.D. 1967. Estimating population parameters from catches large relative to the population. J. Anim. Ecol. 36:631-643.
- Segersträhle, S. 1957. On the immigration of the glacial relicts of northern Europa, with remarks on their prehistory. Soc. Scient. Fenn. Comment. Biol. 14:1-117.
- Shaposhnikova, G.K. 1970. On the taxonomy of white fish from the USSR. In Lindsey, C.C. & Woods, C.S. Biology of coregonid fishes. Univ. Manitoba Press. Winnipeg. p. 195-199.
- Smith, S.H. 1957. Evaluation and distribution of the coregonids. J. Fish. res. Bd. Can. 14:599-604.
- Stavn, R.H. 1975. The effects of predator pressure on species composition and vertical distribution of *Daphnia* in Piedmont lakes of North Carolina, USA. Verh. Internat. Verein Limnol. 19:2891-2897.
- Steinberg, R. 1962. Die Fängigkeit von Kiemennetzen für Barsch und Plötze in Abhängigkeit von den Eigenschaften des Netzmaterials, der Netzkonstruktion und der Reaktion der Fische. Arch. Fisch. Wiss. 12:173-230.
- Stensson, J.A.E. 1972. Fish predation effects on the species composition of the zooplankton community in eight small forest lakes. Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 52:132-148.
- Straskraba, M. 1974. Seasonal cycle of the depth distribution of fish in the Klicava reservoir. Zivocisna vyroba, Praha 19(9): 651-660.
- Strelsova, S.V., Brizinova, P.N., Bogdanov, G.H. & Koroleva, I.V. 1964. On the question of physiological changes in some species of fish with acclimation. In russian. Izv. Vses. Nauchno-issled. Inst. Ozer. Rechn. Ryb. Khoz. 58:7-16.
- Svärdson, G. 1949. Gamla siklöjor. Svensk Fisketidskr. 58(2):29-30.
- 1956. Lambarfjärdens siklöja. Svensk Fisketidskr. 65(5):73-80.
- 1961. Young sibling fish in Northwestern Europe. In Blair, W.F. Vertebrate speciation. Univ. Texas Press. p. 498-513.
- 1964. Sikläktet, *Coregonus*. Inform. Inst. Freshwat. res. Drottningholm 9. 10 p.

- Svårdson, G. 1966. Sikløjans tillväxt och utbredningsgränser. Inform. Inst. Freshwat. res. Drottningholm. 4. 24 p.
- 1970. Significance of introgression in Coregonid fishes. In Lindsey, C.C. & Woods, C.S. Biology of coregonid fishes. Univ. Manitoba Press. Winnipeg. p. 33-59.
 - 1976a. Interspezifisk population dominance in fish community of Scandinavian lakes. Rept. Inst. Freshwat. res. Drottningholm 55:144-171.
 - 1976b. Översikt av laboratoriets verksamhet med plan för år 1976. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 1. 38 p.
- Svårdson, G. & Halvarsson, E. 1968. Försök med sikhybrider. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 6. 11 p.
- Thienemann, A. 1933. *Coregonus albula luciensis*; eine Tiefenform der kleinen Maräne aus einem Norddeutschen See. Z. Morph. Ökol. Tiere. 27:654-683.
- Thorne, R.E., Dawson, J.J., Traynor, J.J. & Burgner, R.L. 1975. Population studies of juvenile Sockeye salmon in Lake Washington with the use of acoustic assessment techniques. EIFAC Techn. Paper 23(1):328-334.
- Tibbles, J.J.G. 1956. A study of the movements and depth distribution of the pelagic fishes in Lake Mendota. Ph. of Doctor Thesis. Univ. Wisc. 193 p.
- Trybom, F. 1895. Lygnern jemte Sundsjön, Stensjön och Stora Svansjön. Meddn. K. LantbrStyr. 20. 30 p.
- 1899. Sjön Nömmen i Jönköpings län. Meddn. K. LantbrStyr. 50. 51 p.
 - 1901. Bexhedasjön, Norrasjön och Näsbyssjön i Jönköpings län. Meddn. K. LantbrStyr. 76. 67 p.
- Ustyugov, A.F. 1976. On the origin of two ecological forms of the Siberian ciscoe (*Coregonus albula sardinella*) from the Yenisey Basin. J. Ichthyol. 5:701-711.
- 1972. The ecological and morphological characteristics of the Siberian ciscoe (*Coregonus albula sardinella*) from the Yenisey Basin. J. Ichthyol. 12(5):745-758.
- Walczak, J. 1953. Movements and distribution of the small whitefish (*Coregonus albula*) shoals in Lake Charykveivo. Roczn. Nauk. Roln. TOM 67-B-1:40-51.
- Vallin, S. 1969. Sikløjans näringsbiologi i Lambarfjärden, Mälaren. Inform. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 7. 57 p.
- Walter, G. & Hoagman, W.J. 1975. A method for estimating year class strength from abundance data with application to the fishery of Green Bay, Lake Washington. Trans. Amer. Fish. Soc. 104(2): 245-255.
- Walters, V. 1955. Fishes of Western arctic America and Eastern arctic Siberia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 106(5):261-368.
- Valtonen, T. 1974. Seasonal phenomena of temperature selection, gonadal cycle and liver carbohydrate metabolism in the whitefish (*Coregonus nasus*). Acta Univ. Ouluensis Ser. A. Sc. Rerum Nat. 24. Biol. 1. 34 p.
- Westin, L. 1967. Fiskbeståndet i Salbosjön, Örebro län, hösten 1965. Meddn. Mälard. 7. 21 p.
- Weston, D.E. 1958. Observations on a scattering layer at the thermocline. Deep Sea Res. 5:44-50.

- Viljanen, M. 1978. Population studies of vendace (*Coregonus albula*) and perch (*Perca fluviatilis*) in a mesohumic oligotrophic lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20:2103-2110.
- Willer, A. 1934. Die Bewirtschaftung der Maränenseen. *Samml. Fisch. Zeitfragen* 24. 17 p.
- Volkova, L.A. 1970. The influence of feeding and starvation on the behavior of plankton feeding fishes of Lake Bajkal under different illumination conditions. *J. Ichthyol.* 10:117-127.
- Yudanov, K.I. 1967. Interpretation of echograms of hydroacoustic fish finding instruments. Transl. 1971 by Israel program for Scientific translations. Jerusalem. 13 p.
- Zaret, T.H. & Kerfoot, W.C. 1975. Fish predation on *Bosmina longiristris*. Body size selection versus visibility selection. *Ecol.* 56:232-237.
- Zawisza, J. & Backiel, T. 1970. Gonad development, fecundity and egg survival in *Coregonus albula*. In Lindsey, C.C. & Woods, C.S. *Biology of coregonid fishes*. Univ. Manitoba Press. Winnipeg. p. 363-395.

